

# Verhaltensphysiologische Untersuchungen zur Detektion von Dipolreizen an Cypriniden und Cichliden

## **Dissertation**

zur

Erlangung des Doktorgrades (Dr.rer.nat.)

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

vorgelegt von

Ines Eva Nauroth

aus Siegen

Bonn, Mai 2008

Angefertigt mit Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen  
Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

**1. Gutachter: PD Dr. J. Mogdans  
2. Gutachter: Prof. Dr. H. Bleckmann  
Tag der Promotion: 04.07.2008**

**Diese Dissertation ist auf dem Hochschulschriftenserver der ULB Bonn  
[http://hss.ulb.uni-bonn.de/diss\\_online](http://hss.ulb.uni-bonn.de/diss_online) elektronisch publiziert.**

**Erscheinungsjahr 2008**

*Der Mensch muß bei dem Glauben  
verharren, daß das Unbegreifliche  
begreiflich ist, er würde sonst nicht  
forschen.*

Goethe, Tagebücher

<b>1.</b>	<b>EINLEITUNG</b>	<b>1</b>
<b>2.</b>	<b>MATERIAL UND METHODEN</b>	<b>7</b>
<b>2.1</b>	<b>Material und Methoden der unkonditionierten Atemreaktionen</b>	<b>7</b>
2.1.1	Versuchstiere und Haltung	7
2.1.2	Vorbereitung der Experimente	7
2.1.3	Reizerzeugung	9
2.1.4	Durchführung der Experimente	11
2.1.5	Ableitung der Kiemendeckelbewegung	12
2.1.6	Kontrollexperimente	13
2.1.6.1	Ausschaltung des visuellen Systems	13
2.1.6.2	Ausschaltung des Seitenliniensystems mit Kobaltchlorid	13
2.1.6.3	Ausschaltung der Kanalneuromasten durch Gentamycinsulfat	13
2.1.7	Auswertung	14
<b>2.2</b>	<b>Material und Methoden konditionierter Schwimmreaktionen</b>	<b>15</b>
2.2.1	Versuchstiere und Haltung	15
2.2.2	Versuchsbecken	15
2.2.3	Reizerzeugung und Eichung	16
2.2.4	Konditionierung	18
2.2.5	Kontrollexperimente	20
2.2.5.1	Ausschaltung des Seitenliniensystems	20
2.2.5.2	Ausschaltung der Kanalneuromasten	20
2.2.6	Morphologie	20
2.2.7	Post hoc Verifizierung der Verhaltensantwort	21
2.2.8	Datenanalyse und Statistik	21
<b>3.</b>	<b>ERGEBNISSE</b>	<b>23</b>
<b>3.1</b>	<b>Detektionsschwellen im Still- und Fließwasser ermittelt anhand unkonditionierter Atemreaktionen</b>	<b>23</b>
3.1.1	Ruheatmung im Still- und Fließwasser	23
3.1.2	Konditionierung der Fische	27
3.1.3	Unkonditionierte Atemreaktion auf hydrodynamische Reize	28
3.1.4	Variabilität der Atemreaktionen	29
3.1.5	Detektionsschwellen	30
3.1.5.1	Detektionsschwellen bei Goldfischen	31

3.1.5.2	Detektionsschwellen bei Oscars	34
3.1.6	Kontrollexperimente	36
<b>3.2</b>	<b>Detektionsschwellen im Stillwasser ermittelt anhand konditionierter Schwimmreaktionen</b>	<b>38</b>
3.2.1	Kontrollexperimente	42
<b>3.3</b>	<b>Frequenzdiskriminierung in Stillwasser und turbulent verwirbeltem Wasser ermittelt anhand konditionierter Schwimmreaktionen</b>	<b>43</b>
3.3.1	Frequenzdiskriminierung im Stillwasser	43
3.3.2	Charakterisierung turbulenter Wasserbewegungen	49
3.3.3	Frequenzdiskriminierung in turbulentem Wasser	52
3.3.4	Vergleich der Frequenzdiskriminierung in Stillwasser und turbulentem Wasser	55
3.3.5	Kontrollexperimente	58
<b>4.</b>	<b>DISKUSSION</b>	<b>62</b>
<b>4.1</b>	<b>Diskussion der Experimente mit spontanen Atemreaktionen</b>	<b>62</b>
4.1.1	Ruheatmung der Versuchstiere	62
4.1.2	Konditionierungsexperimente	63
4.1.3	Einfluss von Fließwasser auf die Detektion hydrodynamischer Reize	65
4.1.4	Die Rolle von Hörsystem und Seitenlinie (in den Detektionsexperimenten)	66
<b>4.2</b>	<b>Diskussion der Experimente mit konditionierten Schwimmreaktionen</b>	<b>69</b>
4.2.1	Detektionsschwelle der Konditionierung	69
4.2.2	Rolle der Seitenlinie an der Reizdetektion	70
<b>4.3</b>	<b>Vergleich der mit den verschiedenen Methoden gewonnenen Detektionsschwellen</b>	<b>71</b>
4.3.1	Vergleich der Schwellenwerte in der Atemphysiologie mit den Schwellenwerten in der Konditionierung	71
<b>4.4</b>	<b>Frequenzdiskriminierung durch konditionierte Schwimmreaktionen</b>	<b>72</b>
4.4.1	Frequenzdiskriminierung	72
4.4.2	Frequenzdiskriminierung unter turbulenten Wasserbedingungen	75
4.4.3	Ausschaltexperimente	76

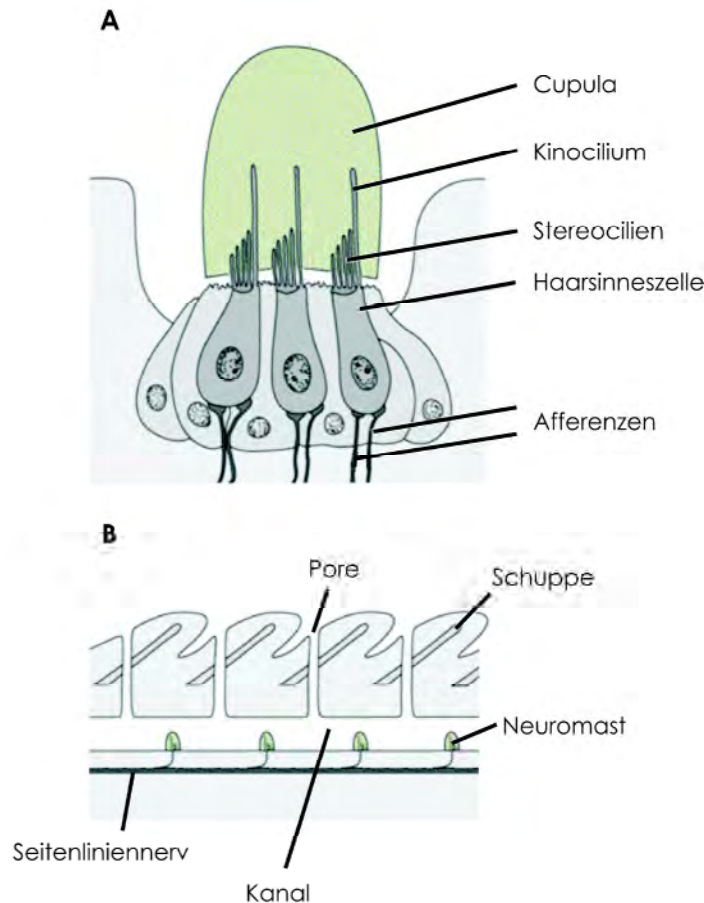
<b>4.5</b>	<b>Die Rolle von Hörsystem und Seitenlinie bei der Detektion und Diskriminierung hydrodynamischer Reize</b>	<b>77</b>
<b>5.</b>	<b>ZUSAMMENFASSUNG</b>	<b>82</b>
<b>6.</b>	<b>LITERATURVERZEICHNIS</b>	<b>83</b>
<b>A.</b>	<b>ANHANG</b>	<b>94</b>

## 1. EINLEITUNG

Mit etwa 25.000 beschriebenen Arten stellen Fische die Hälfte aller rezenten Wirbeltierarten. Von der Tiefsee bis zu den reißenden Bächen der Gebirge haben sie fast alle aquatischen Lebensräume der Erde erfolgreich besiedelt. Fische sind, wie alle Wirbeltiere, mit einer Vielzahl von Sinnessystemen ausgestattet, die in Struktur und Funktion an die Lebensbedingungen, insbesondere an die sensorischen Reize, die in den verschiedenen Habitaten vorherrschen, angepasst sind (z.B. Emde et al. 1998). Neben taktilen, chemischen und visuellen Reizen sind hydrodynamische Reize für Fische von besonderer Bedeutung, da sie wichtige Informationen über die Umwelt eines Fisches liefern können. Hydrodynamische Reize können biotischen Ursprungs sein, d.h. sie können zum Beispiel durch Schwimmbewegungen oder Bewegungen von Körperanhängen anderer aquatischer Lebewesen aber auch durch Eigenbewegungen eines Tieres erzeugt werden, oder sie sind abiotischen Ursprungs, d.h. sie werden zum Beispiel durch Fließwasser, Wind, Gezeiten und Meeresströmungen hervorgerufen. Fische, die in Strömungen leben, müssen in der Lage sein, biotisch erzeugte Reize, die von Artgenossen, Beutetieren oder Fressfeinden erzeugt aus der einer Vielzahl von abiotischen Reizen herauszufiltern und sie von diesen zu unterscheiden (Dijkgraaf 1963, Bleckmann 1991).

Jede Bewegung eines Objekts im Wasser erzeugt ein hydrodynamisches Ereignis, das sich aus zwei physikalischen Komponenten zusammensetzt, die untrennbar miteinander verbunden sind: Druck bzw. Druckgradienten und Partikelbewegung (Kalmijn 1988, 1989). Solche Reize können als Dipolreize, wie sie beispielsweise auch eine vibrierende Kugel erzeugt, beschrieben werden. Wasserpartikelbewegungen stellen die Bewegung von Wassermolekülen im Raum dar und werden im Nahfeld mit zunehmender Entfernung von der Reizquelle in der dritten Potenz abgeschwächt (Kalmijn 1988). Im Gegensatz dazu entstehen Druckgradienten durch die Oszillation von Wassermolekülen um einen fixen Punkt, die Moleküle weisen keine Nettobewegung auf. Da die Energie von einem zum anderen Molekül übertragen wird, bleibt der Gradient im Vergleich zur Partikelbewegung über größere Distanzen mit geringerer Abschwächung erhalten (Kalmijn 1988). Bei einer bestimmten Entfernung von der Reizquelle haben die Amplituden der Druckwellen und der Wasserpartikelbewegung den gleichen Wert. Der Bereich vor Erreichen dieser Entfernung wird als Nahfeld bezeichnet (Harris und van Bergeijk 1962). Im Gegensatz zur Luft spielt das Nahfeld einer Schallquelle im Wasser eine größere Rolle, da es aufgrund der fast fünfmal höheren Ausbreitungsgeschwindigkeit von Schallwellen im aquatischen Lebensraum fünfmal weiter reicht (Kalmijn 1989, Coombs und Montgomery 1999).

Zur Wahrnehmung hydrodynamischer Reize besitzen alle Fische zwei Sinnessysteme, die mechanosensorische Seitenlinie und das akustische System, die zusammen das so genannte oktavolaterale System darstellen (Bleckmann 1998). Prinzipiell reagieren beide Systeme auf mechanische Störungen des den Fisch umgebenden Wassers.



**Abbildung 1.1:** Schematische Darstellung eines Oberflächenneuromasten (A) und eines Ausschnittes aus dem Kanalsystem (B) mit mehreren Kanalneuromasten (verändert nach F. Logiudice, <http://biology.ucf.edu/~logiudice/zoo3713/ZOO%203713%20Overheads.htm>)

Das Seitenliniensystem der Fische detektiert relativ zur Körperoberfläche des Fisches auftretende Wasserbewegungen sowie lokale Druckgradienten (Bleckmann 1994). Es besteht aus bis zu mehreren tausend Neuromasten, die entweder freistehend auf der Körperoberfläche (Oberflächen- oder Epidermalneuromasten) oder in flüssigkeitsgefüllten Kanälen (Kanalneuromasten) vorkommen, die über Poren mit dem umgebenden Wasser in Verbindung stehen (Abb. 1.1, Coombs et al 1988). Neuromasten bestehen aus einem Sinnesepithel mit antagonistisch angeordneten Haarsinneszellen, deren Zilienbündel in eine gallertige Cupula ragen (Northcutt 1989, Flock 1971). Relativbewegungen zwischen Wasser und Fisch führen zu einer Verschiebung der Cupula über das Sinnesepithel (van Netten and Kroese 1989). Als Folge dessen werden die Stereovilli bzw. Kinozilien der Haarsinneszellen geschert (Denton und Gray 1988, Kalmijn 1988). Die Auslenkungsamplitude der Cupula ist proportional zur Geschwindigkeit des die Cupula umströmenden Wassers. Epidermalneuromasten sind demzufolge Geschwindigkeitsaufnehmer (Görner 1963, Kroese et al. 1978, Montgomery und Coombs 1992). Wasserbewegungen in einem Seitenlinienkanal treten demgegenüber nur auf, wenn eine Druckdifferenz zwischen zwei benachbarten Kanalporen besteht. Kanalneuromasten fungieren also als Druckgradientenrezeptoren



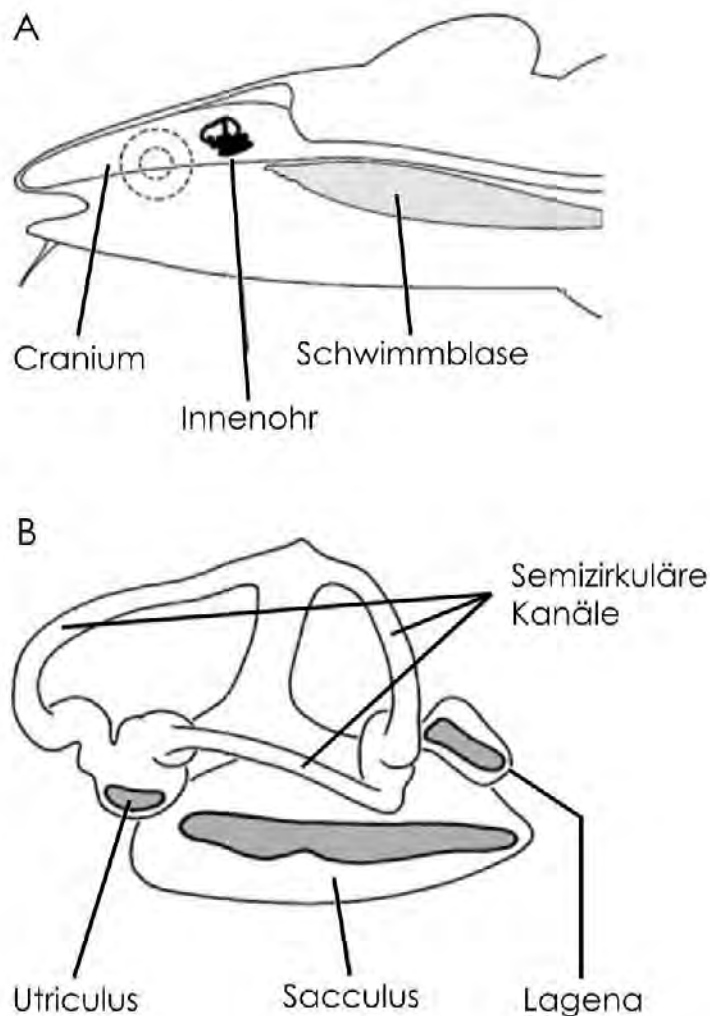
(Coombs et al. 1996). Da die Druckdifferenz im Kanal proportional zur Wasserpartikelbeschleunigung ist, können Kanalneuromasten auch als Beschleunigungsaufnehmer beschrieben werden (Denton und Gray 1982, 1983).

Die periphere Seitenlinie weist zahlreiche morphologische Spezialisierungen auf, die vermutlich Anpassungen an unterschiedliche hydrodynamische Umwelten darstellen. So können die Anzahl und Größe der Oberflächen- und Kanalneuromasten, die Anzahl, Größe und Form der Kanäle und Kanalporen, die Form und Größe der Cupulae sowie die Anzahl und Form der Haarsinneszellen in einem Neuromast von Art zu Art stark variieren (Coombs et al. 1988, Faucher et al. 2003).

Verhaltensuntersuchungen haben gezeigt, dass Fische mit Hilfe der Seitenlinie zu enormen Leistungen fähig sind. Beispielsweise können Fische und aquatische Amphibien mit Hilfe ihrer Seitenlinie Beuteobjekte, Feinde und Artgenossen detektieren und lokalisieren (siehe z.B. Görner 1963, Bleckmann et al. 1989a, Elepfandt 1989, Claas et al. 1993, Coombs and Conley 1997, Coombs et al. 2001). Der Streifenhechtling, *Aplocheilichthys lineatus*, ist in der Lage Oberflächenwellen mit einer Amplitude von weniger als 0,2  $\mu\text{m}$  zu detektieren (Bleckmann et al. 1989) und unterschiedliche Frequenzen mit einer Auflösung von 10 % zu unterscheiden (Bleckmann et al. 1981). Blinde Höhlenfische können mit der Seitenlinie stationäre Objekte detektieren und diskriminieren (Weissert und Campenhausen 1981, Teyke 1985, Hassan 1989, Abdel-Latif et al. 1990). Goldfische können bewegte Objekte mit der Seitenlinie detektieren, sowie deren Größe, Form, Geschwindigkeit und Bewegungsrichtung diskriminieren (Vogel and Bleckmann 2001). Die Mechanismen der Ortung konnten dabei zumindest teilweise aufgeklärt werden (Bleckmann 1982, Coombs 1994, Coombs and Conley 1997, Bleckmann 1994).

Im Gegensatz zur Seitenlinie detektiert das akustische System der Fische relativ zum gesamten Fischkörper auftretende Wasserpartikelbewegungen und Schalldruck (Fay and Popper 1975, Schuijf and Buwalda 1981, Popper et al. 1988). Die Rezeption von Partikelbewegungen erfolgt dabei über das Innenohr, das aus drei semizirkulären Kanälen und den Otolithenorganen Sacculus, Utriculus und der Lagen (Abb. 1.2) besteht. Jedes Otolithenorgan liegt einem sensorischen Epithel mit mehreren tausend Haarsinneszellen auf, die denen der Seitenlinie in Funktion und Morphologie entsprechen (Fay und Popper 1999). Mit Hilfe der Otolithenorgane nehmen Fische die Wasserpartikelbewegungskomponente einer Schallwelle wahr. Da ein Fisch nahezu dieselbe Dichte hat wie Wasser, versetzt eine Schallwelle Fisch und Wasser in gleicher Weise in Schwingung. Man sagt, der Fisch ist für Schall „transparent“. Die Detektion der Wasserpartikelbewegungskomponente wird möglich, da die Otolithen eine im Vergleich zum Fischkörper höhere Dichte aufweisen und dadurch verzögert in Bewegung versetzt werden (de Vries 1950, Kalmijn 1988). Aufgrund der Relativbewegung zwischen Otolith und Fisch kommt es zu einer Scherung der Haarbündel und damit zu einer Erregung der Haarsinneszellen. Da die sensorischen Maculae der drei Otolithenorgane in drei

unterschiedlichen Raumebenen orientiert sind können sie Richtungsinformationen über eine Schallquelle im dreidimensionalen Lebensraum bereitstellen (Popper und Fay 1999).



**Abbildung 1.2:** **A** Seitenansicht eines Dorsches, *Gadus morhua*. Die Zeichnung zeigt das linke Ohr, eingebettet in flüssigkeitsgefüllten Raum im Cranium. Die Position der Schwimmblase ist in Relation zum Innenohr eingezeichnet. **B** Schematische Zeichnung der semizirkulären Kanäle und der otolithischen Organe des Ohrs in Seitenansicht. Die sensorischen Epithelien der drei otolithischen Organe Utriculus, Sacculus und Lagena sind in grau dargestellt (verändert nach Bleckmann 1998).

Die Detektion der Druckkomponente eines Reizes erfolgt mit Hilfe der Schwimmblase. Die mit Gas gefüllte Schwimmblase wandelt Druck in Bewegungen um, die von den Otolithenorganen detektiert werden kann. Dies wird durch eine physikalische Verbindung einer komprimierbaren Lufthöhle wie der Schwimmblase, die ihr Volumen relativ den Druckänderungen anpasst, zum bewegungssensitiven Innenohr möglich (Popper und Fay 1999). Während Fischarten ohne eine Schwimmblase, z.B. Knorpelfische und viele benthisch lebende Knochenfische (z.B. Groppe), einzig die Partikelbewegungskomponente einer

Schallwelle detektieren können, sind Fischarten die eine Schwimmblase besitzen, befähigt zusätzlich Auslenkungen der Otolithen im Innenohr, die durch Oszillationen der Schwimmblase ausgelöst wurden, wahrzunehmen. Fischarten, die mit Hilfe der Schwimmblase hören, nennt man Hörgeneralisten (Nelson 1967, Chapman und Johnstone 1974). In manchen Fischarten werden die Oszillationen der Schwimmblase über spezielle Strukturen, die Weberschen Knöchelchen, zum Innenohr geleitet. Diese kleinen Knochen verbinden die Schwimmblase direkt mit dem Innenohr (Nelson 1967, Chapman and Johnstone 1974). Fischarten, die solche Weberschen Knöchelchen besitzen, nennt man Hörspezialisten. Sie weisen, im Vergleich zu den Hörgeneralisten, einen erweiterten Frequenzbereich und eine erhöhte Sensitivität auf (Fay 1988, Popper 1983, Stebbins 1983).

In Verhaltensuntersuchungen wurde gezeigt, dass viele Fischarten mit Hilfe des Innenohres unterschiedliche Frequenzen und Intensitäten einer Reizquelle diskriminieren können (Tavolga und Wodinsky 1963). Dorsche können zwei Schallquellen aus unterschiedlichen Richtungen ( $180^\circ$  auseinander), sowohl in einer horizontalen als auch in einer vertikalen Ebene, unterscheiden (Schuijf und Buwalda 1975).

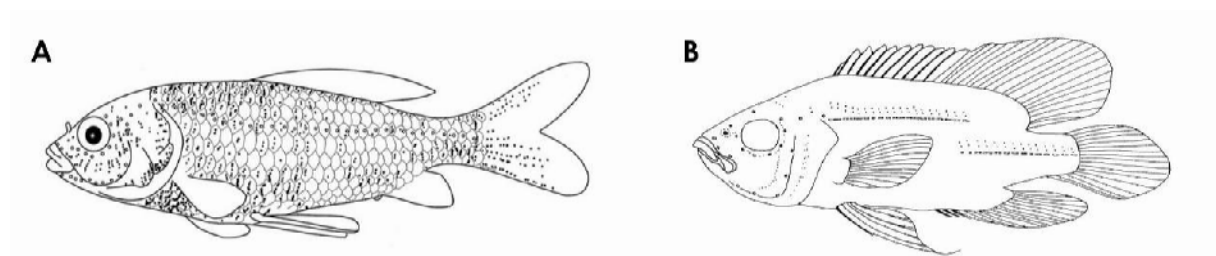
In den meisten aquatischen Habitaten treten Strömungen auf, die sowohl die Seitenlinie als auch das Innenohr stimulieren. Dennoch wurden die meisten Verhaltensuntersuchungen zur Detektions- und Diskriminierungsfähigkeit hydrodynamischer Reize im Stillwasser durchgeführt. Dies liegt wahrscheinlich daran, dass im Stillwasser hydrodynamische Reize besser definiert und quantifiziert werden können. Die Fähigkeit von Fischen, hydrodynamische Reize in fließendem Wasser zu detektieren, wurde bis heute in nur wenigen Studien untersucht (Kanter und Coombs 2003, Basset et al. 2006). Dabei wurde die Detektionsschwelle der Seitenlinie mit einer mit 50 Hz vibrierenden Kugel, die eine nahe Beute simulieren sollte, ermittelt. Untersuchungen von Kanter und Coombs (2003) an der benthisch lebenden Groppe *Cottus bairdi*, die sowohl Kanalneuromasten als auch Oberflächenneuromasten besitzt, zeigten, dass ihre Detektionsschwelle für Dipolreize in laminarem Fließwasser leicht erhöht ist. Basset et al. (2006) zeigten, dass Hintergrundströmungen von bis zu  $4,5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  bereits eine zehnfache Erhöhung der Detektionsschwelle in der Grundel *Gobiomorphus cotidianus*, einer Fischart die kein Kanalsystem besitzt, hervorrief. Dies lässt vermuten, dass die Leistung des Oberflächensystems in fließendem Wasser gestört wurde. In welcher Weise die Detektion und die Diskriminierung hydrodynamischer Reize durch Fließwasser bei Freiwasserfischen beeinträchtigt wird, und ob es dabei Unterschiede zwischen Still- und Fließwasserarten gibt, ist bislang nicht bekannt.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es zu untersuchen, wie Fische hydrodynamische Reize (Dipolstimulus, 100 Hz) unter unterschiedlichen Hintergrundbedingungen detektieren und diskriminieren. Die Experimente fanden in stillem Wasser, in fließendem Wasser sowie in turbulent verwirbeltem Wasser statt. Es wurden zwei unterschiedliche Verhaltensansätze genutzt. Im ersten Ansatz dienten reizinduzierte Änderungen in der Atemfrequenz als Kriterium

für eine Detektion des Reizes. Im zweiten Ansatz wurden die Versuchstiere mittels Futterbelohnung auf einen Stimulus konditioniert.

Als Versuchstiere wurden Goldfische, *Carassius auratus*, und Oscars, *Astronotus ocellatus*, verwendet. Diese Arten unterscheiden sich in ihrer Lebensweise, ihrer Seitenlinienmorphologie und in ihrem Hörvermögen. Der Goldfisch ist ein Stillwasserfisch, der bevorzugt in flachen, stark bewachsenen Seen, Weihern und Teichen lebt, während der Oscar in langsam fließenden und stehenden Tieflandgewässern im tropischen Südamerika vorkommt.

Das Seitenliniensystem des Goldfisches besteht aus einem unverzweigten Kanal und mehreren hundert Oberflächenneuromasten auf jeder Körperseite (Puzdrowski 1989, Schmitz et al. 2008, Abb. 1.3 A). Im Gegensatz dazu besteht die Seitenlinie der Oscars aus einem dorsorostralen und einem mediocaudalen Kanal. Dorsal zu jeder Kanalpore befinden sich zwei oder mehr Oberflächenneuromasten (Song et al. 1995, Abb. 1.3 B).



**Abbildung 1.3:** A Seitenliniensystem des Goldfisches (nach Bleckmann 2004), B Seitenliniensystem des Oscars (nach Song et al. 1995). Kreise bezeichnen Kanalporen, Punkte bezeichnen Oberflächenneuromasten.

Schließlich sind Goldfische Hörspezialisten, d.h. bei ihnen ist die Schwimmblase über Weber'sche Knöchelchen an das Innenohr gekoppelt, Oscars dagegen sind Hörgeneralisten. Das bedeutet, dass Goldfische im Vergleich zu Oscars eine höhere Sensitivität für akustische Reize haben (Yan und Popper 1992) und über einen breiteren Frequenzbereich hören (Nelson 1967, Chapman and Johnstone 1974).

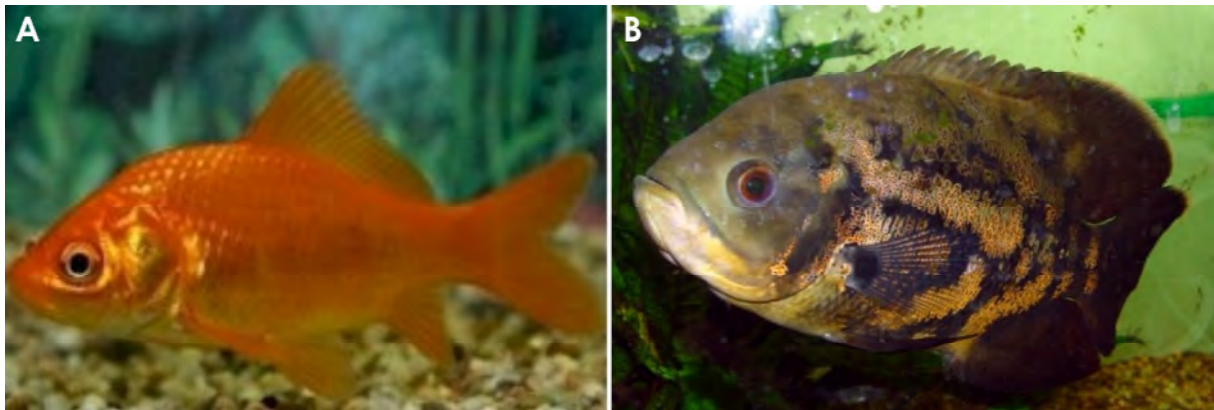
Aufgrund der beschriebenen Unterschiede eignen sich diese beiden Arten auch besonders gut dafür, folgende Fragestellungen zu untersuchen: Führt die unterschiedliche Morphologie von Seitenlinie und Innenohr zu unterschiedlichen Detektionsleistungen? Welchen relativen Anteil haben Seitenlinie und Innenohr an der Detektion eines Dipolreizes? Wie wirkt sich die verminderte Empfindlichkeit des Oscars gegenüber Schalldruck auf die Reizdetektion aus? Diese Fragen sollten durch Ausschaltexperimente, bei denen entweder die gesamte Seitenlinie oder das Kanalsystem reversibel blockiert wurde, geklärt werden.

## 2. MATERIAL UND METHODEN

### 2.1 Material und Methoden der unkonditionierten Atemreaktionen

#### 2.1.1 Versuchstiere und Haltung

Versuchstiere waren Goldfische (*Carassius auratus*, Abb. 2.1 A) und Oscars (*Astronotus ocellatus*, Abb. 2.1 B). Sie wurden über den Fachhandel (Knauber, Bonn und Fressnapf, Bonn) bezogen. Die Goldfische hatten eine Größe von 7 bis 12 cm, die Oscars waren von 6 bis 12 cm groß.



**Abbildung 2.1:** Bild der Versuchstiere. **A** Goldfisch, **B** Oscar

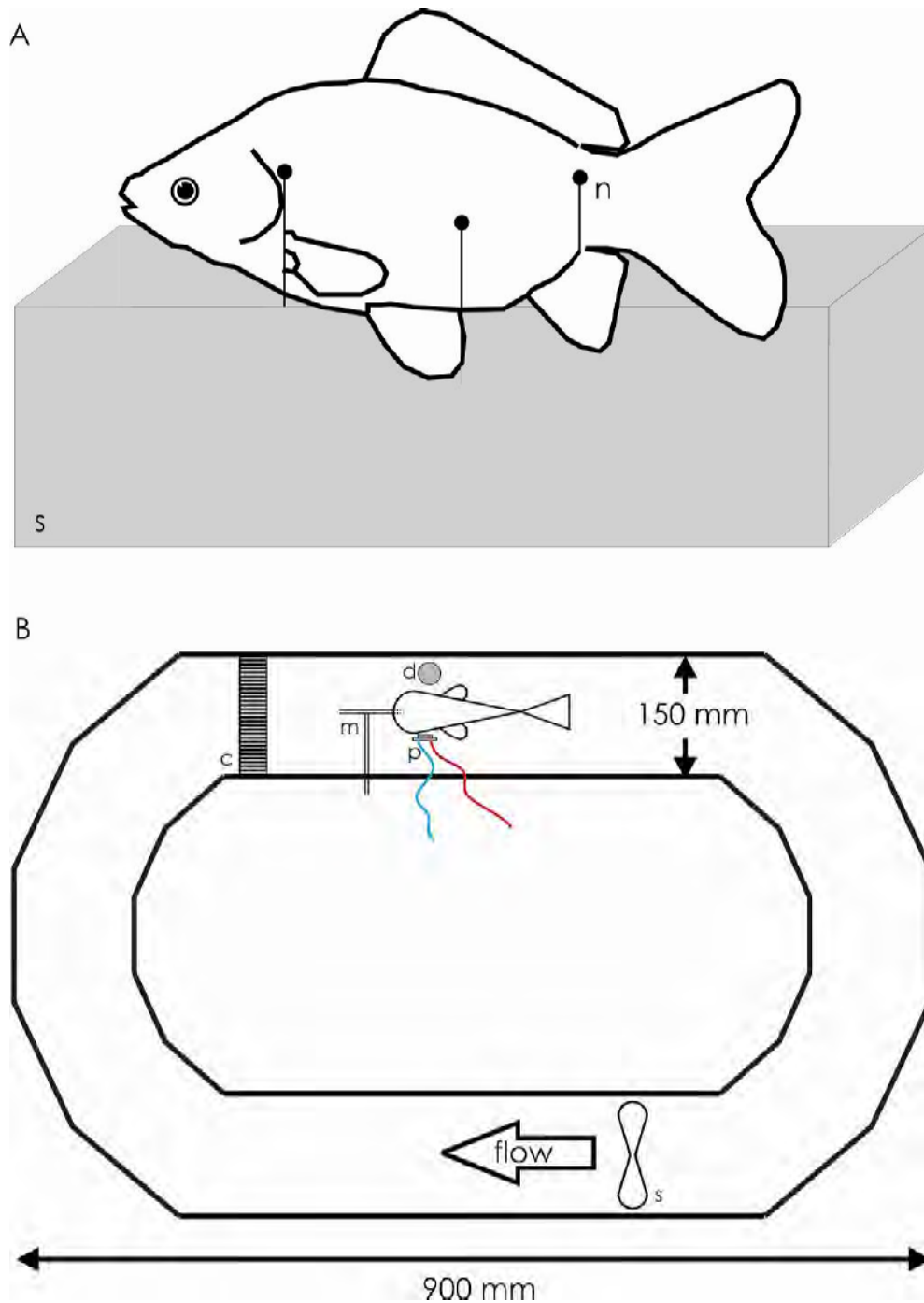
Um eine individuelle Identifizierung zu gewährleisten, wurden die Fische einzeln in Aquarien (30 cm x 30 cm x 30 cm, L x B x H) gehalten. Alle Aquarien waren mit Filtern, die Becken der Oscars zudem mit Heizstäben ausgestattet. Die Oscars wurden bei einer Wassertemperatur von 25°C, die Goldfische bei 16 - 22°C gehalten. Der Raum in dem die Fische gehalten wurden, verfügte über ein Fenster, so dass der Hell-Dunkel-Rhythmus den natürlichen Bedingungen entsprach. Auf eine zusätzliche Beleuchtung der Becken mit Kunstlicht wurde verzichtet. Die Fütterung der Tiere erfolgte alle zwei Tage mit Tetramin (Tetra) in den Hälterungsbecken.

#### 2.1.2 Vorbereitung der Experimente

Ein Fisch wurde aus dem Hälterungsbecken entnommen und in einem Aquarium (17 cm x 11,5 cm x 11 cm, L x B x H) mit Eiswasser betäubt, so dass er nach 5 bis 10 Minuten weitgehend unbeweglich im Wasser lag. Dabei wurde darauf geachtet, dass die Seitenlinie

nicht durch Eisstücke beschädigt wurde. Dazu wurde das Becken durch eine Glasplatte in zwei Bereiche unterteilt, wobei sich das Eis auf der einen und der Fisch auf der anderen Seite der Glasplatte befanden. Der Fisch wurde in einen Strömungstank (Maße 90 cm x 60 cm, Kanalbreite 15 cm, Kanalhöhe 13 cm), (Abb. 2.2 B), der auf einem vibrationsisolierten Tisch (Eigenbau, Werkstatt des Zoologischen Instituts) stand, überführt. Dort wurde der Fisch auf einem Halter aus Styrodur mit Hilfe von sechs Nadeln ( $\varnothing$  1 mm) festgeklemmt. Zusätzlich wurde das Maul des Tieres auf ein Mundstück geschoben um ein Entkommen nach vorne zu verhindern (Abb. 2.2 A). Die Kiemendeckel des Fisches lagen frei. Die Wasserstandshöhe im Tank wurde so gewählt, dass sie 0,5 – 1 cm oberhalb des Fisches lag.

Da Goldfische dazu neigten aus der Halterung selbst zu befreien, wurden sie vor Versuchsbeginn durch eine intramuskuläre Injektion von Tubocurarin ( $5 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  Körpergewicht) (Sigma-Aldrich), gelöst in Phosphatpuffer, leicht immobilisiert. Bei der verwendeten Dosis waren die Goldfische in der Lage selbstständig zu atmen. Die Oscars tolerierten die Bewegungseinschränkung in den meisten Fällen bis zu zwei Stunden lang und wurden nicht mit Tubocurarin behandelt. Nachdem ein Fisch im Versuchsbecken platziert worden war, wurde solange gewartet bis die Atmung des Fisches sich nach Ansicht der Versuchsleiterin regelmäßig darstellte. Erst danach wurde mit den eigentlichen Experimenten begonnen.



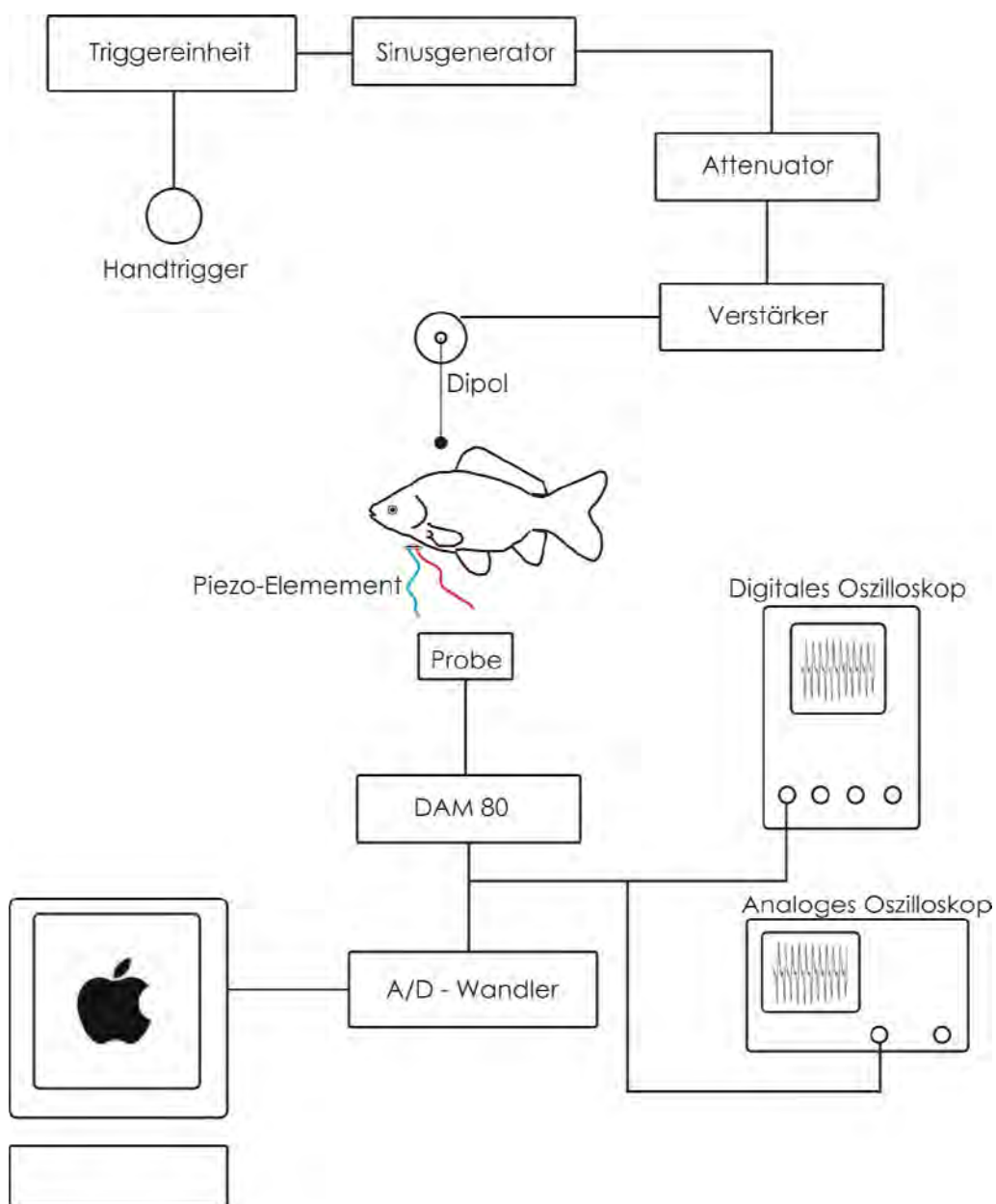
**Abbildung 2.2:** **A** Versuchstier auf einem Halter aus Styrodur. n-Nadeln, s-Styrodur-Halter. **B** Strömungstank in dem die Experimente durchgeführt wurden: c-Kollimator, d-Dipol, p-Piezoelement, m-Mundstück, s-Schiffschraube

### 2.1.3 Reizerzeugung

Als Reize dienten Wasserbewegungen in Form von sinusförmigen Wellen, die mit einer Plastikkugel ( $\varnothing$  10 mm) erzeugt wurden. Die Kugel war mit einem Plastikstab (Länge 16 cm) an einem Schwingerreger (V101, Ling Dynamic Systems) angebracht. Die Schwingungsachse der

Kugel war parallel zum Fisch ausgerichtet, der Abstand zwischen dem Fisch und der Oberfläche der Kugel betrug 1 cm. Die Kugel wurde unmittelbar hinter dem rechten Operculum des Versuchstieres positioniert.

Signale zur Reizgenerierung wurden mit einem Funktionsgenerator (FG- 506, Voltcraft) erzeugt und konnten über einen Attenuator (Eigenbau der Elektronikwerkstatt der Universität Bielefeld) in zehn und fünf Dezibel Schritten abgeschwächt werden. Anschließend wurden die Signale über einen Verstärker (PA25e, Ling Dynamic Systems) an den Schwingerreger geleitet (Abb. 2.3). Mit einer selbstgebauten Schaltung, die mit Hilfe einer integrierten 9 Volt Batterie eine Spannungsspitze erzeugen konnte der Reiz ausgelöst werden.



**Abbildung 2.3:** Schaltbild der Reiz- und Ableitkette



Die Signale hatte eine Frequenz von 100 Hz und eine Dauer von 4 Sekunden (keine An- und Abstiegsflanken). Die Auslenkungsamplitude der Kugel wurde in Luft mit Hilfe eines kapazitiven Wegaufnehmers (Typ 4810, Probe Model 2804, LOT-Oriel) gemessen. Die korrespondierende Partikelbewegung an der Oberfläche des Fisches wurde nach Harris and van Bergeijk (1962) berechnet. Die im Versuch verwendeten Schwingungsamplituden der Kugel (peak-to-peak) lagen zwischen 7,5 und 130  $\mu\text{m}$  und resultierten in einer Partikelamplitude von  $\leq 2,5 \mu\text{m}$  am Fisch. Da die errechnete Partikelamplitude auf den in Luft geeichten Werten beruht, und der Wasserwiderstand höher ist als der Luftwiderstand, kann davon ausgegangen werden, dass die Werte der Partikelamplitude am Fisch kleiner sind als die hier berechneten.

Im Strömungstank konnte mittels einer Schiffschraube ( $\varnothing$  8 cm) eine Strömung generiert werden. Sie war mit einer Halterung an der dem Fisch gegenüberliegenden Seite des Strömungstanks angebracht. Die Halterung war auf einem separaten Ständer montiert, der vom Versuchsaufbau mechanisch entkoppelt war. Die Schiffschraube wurde mit einem Gleichstrommotor (Conrad Elektronik), der an ein Netzgerät (PS 303 Pro, Voltcraft) angeschlossen war, betrieben. Das Wasser wurde durch einen Kollimator (Strohhalme,  $\varnothing$  5 mm, 15 mm Länge) geleitet, bevor es den Fisch erreichte (Abb. 2.2 B). Die Fließgeschwindigkeit des Wassers betrug  $5 \text{ cm s}^{-1}$  und wurde ohne Versuchstier im Tank, an der Position an der sich im eigentlichen Versuch das Versuchstier befand, mit Hilfe eines Ott Messflügels (Type C2 "10.150", No. 66575, A. Ott) und zugehörigem Zähler (Z200, A. Ott) gemessen.

#### 2.1.4 Durchführung der Experimente

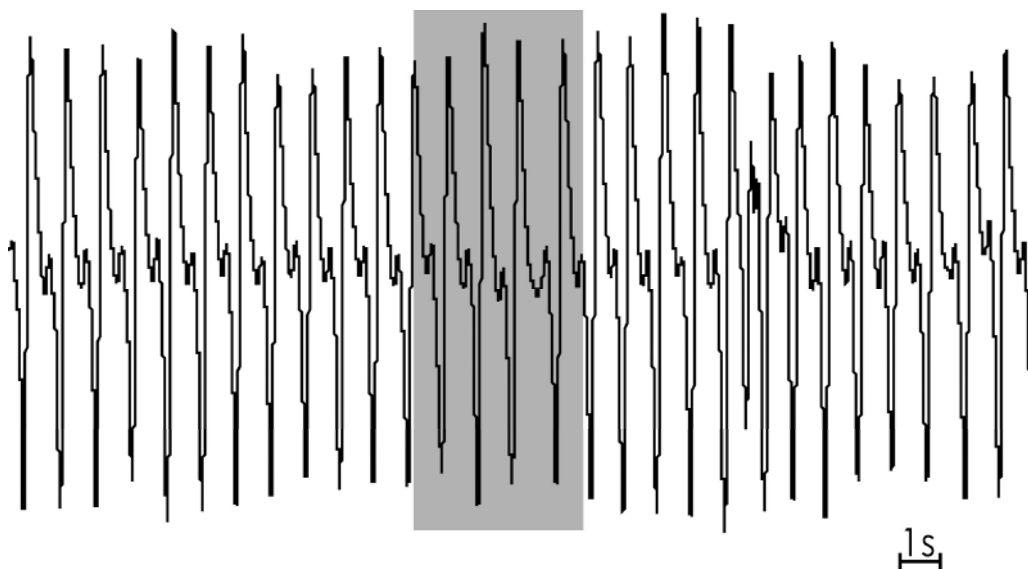
An einem Versuchstag wurden Experimente mit bis zu vier Versuchstieren durchgeführt. Die Experimente wurden an vier Tagen pro Woche durchgeführt, wobei die testfreien Tage variiert wurden. Die Tiere wurden während eines Experiments mit Stimuli unterschiedlicher Amplituden gereizt. Die Hintergrundbedingungen wurden variiert indem eine Hälfte eines Experiments unter Stillwasserbedingungen und die andere Hälfte unter Fließwasserbedingungen ( $v = 5 \text{ cm s}^{-1}$ ) stattfand. In zufälliger Folge wurden so genannte Blindversuche durchgeführt. Dabei wurde genauso verfahren wie bei einem echten Versuchsdurchgang, die Kabelverbindung zwischen Attenuator und Leistungsverstärker wurde jedoch unterbrochen, so dass kein Signal auf den Schwingererregung übertragen wurde. Die Blindversuche dienten dazu die spontanen Änderungen in der Atemfrequenz der Versuchstiere zu bestimmen. Pro Versuchsdurchgang wurden mehrere Blindversuche durchgeführt.

Reize wurden nur dann präsentiert, wenn die Atmung des Fisches gleichmäßig war. Hierzu musste bis zu einer Minute zwischen einzelnen Reizpräsentationen gewartet werden,

damit die Atemfrequenz sich wieder beruhigte. Eine Versuchssitzung wurde beendet wenn die Atmung des Versuchstieres dauerhaft unregelmäßig wurde. In der Regel konnten 20 bis 30 Reize pro Versuchssitzung präsentiert werden.

### 2.1.5 Ableitung der Kiemendeckelbewegung

Als Indikator für eine Detektion der vibrierenden Kugel dienten zeitliche Änderungen (Akzellerationen oder Dezellerationen) der Kiemendeckelbewegung während der Reizpräsentation. Die so ermittelten Änderungen in der Atemfrequenz dienten als Maß dafür, dass der Fisch die präsentierten Sinusreize detektiert hatte. Dazu wurden die Kiemendeckelbewegungen des Fisches mit einem Piezoelement auf der dem Reiz abgewandten Seite aufgezeichnet. Das Piezoelement wurde so am linken Operculum des Versuchstieres positioniert, dass es den Kiemendeckel leicht berührte. Durch die gerichtete Verformung eines piezoelektrischen Materials bilden sich mikroskopische Dipole innerhalb der Elementarzellen (Verschiebung der Ladungs-Schwerpunkte). Die Aufsummierung über alle Elementarzellen des Kristalls führt dann zu einer makroskopisch messbaren elektrischen Spannung. Bewegungen des Operculums resultierten daher in Spannungsänderungen, die mit einem Verstärker (DAM 80, WPI) 100 oder 1000-fach verstärkt und zwischen 0,1 und 100 Hz gefiltert wurden. Die Daten wurden digitalisiert (MacAdios ADPO, Sampling Rate 1000 Hz) und mit der Software SuperScope II (GWI) auf einem Computer (MacIntosh Power PC 8100/100) gespeichert. Abbildung 2.4 zeigt beispielhaft eine Originalableitung der Kiemendeckelbewegungen eines Goldfisches.



**Abbildung 2.4:** Originalableitung der Kiemendeckelbewegung eines Goldfisches.

### 2.1.6 Kontrollexperimente

#### 2.1.6.1 Ausschaltung des visuellen Systems

Um eine visuelle Detektion der Kugelvibration auszuschließen wurden die Experimente im Dunkeln durchgeführt. Der Versuchsaufbau befand sich in einer Box aus Styropor, die komplett mit schwarzem Samtstoff verhüllt war. Die Restlichtmenge wurde mit Hilfe eines Luxmeters (Mastersix, Gossen) bestimmt, dessen Messschwelle bei 0,175 lx lag. Die Lichtintensität lag unter diesem Wert. Das Versuchstier wurde zur Beobachtung während des Experiments mit einem ccd Kameramodul (Conrad Elektronik) unter Infrarotlicht gefilmt und das Bild auf einem Monitor ausgegeben.

#### 2.1.6.2 Ausschaltung des Seitenliniensystems mit Kobaltchlorid

Die im Versuch präsentierten hydrodynamischen Reize, können auch mit dem somatosensorischen und dem akustischen System wahrgenommen werden (z.B. Görner 1976; Enger et al. 1989; Claas et al. 1993). Um die Rolle des Seitenliniensystems in den Versuchen zu klären, wurde bei einem Goldfisch das gesamte Seitenliniensystem temporär mit Kobaltchlorid (z.B. Claas and Münz 1996; Vogel and Bleckmann 1997) ausgeschaltet. Entsprechend den von Karlsen und Sand (1987) und Hassan et al. (1992) beschriebenen Methoden wurde der Fisch für 24 Stunden in 0,1 mmol l<sup>-1</sup> CoCl<sub>2</sub>- Lösung in Ca<sup>2+</sup> freiem Wasser (Ca<sup>2+</sup> - Konzentration ≤ 0,05 µmol l<sup>-1</sup>) gehalten. Danach wurde der Fisch in normales Wasser überführt und umgehend auf seine Detektionsfähigkeit getestet.

#### 2.1.6.3 Ausschaltung der Kanalneuromasten durch Gentamycinsulfat

Um die relative Bedeutung der Kanal- und Oberflächenneuromasten bei der Reizdetektion zu untersuchen, wurden die Kanalneuromasten von zwei Goldfischen und einem Oscar selektiv ausgeschaltet. Dazu wurden die Fische in eine 0,002 %ige Lösung von Gentamycin in Leitungswasser überführt (nach Song et al. 1995). Das aminoglykosidische Antibiotikum Gentamycin zerstört bei *Astronotus ocellatus* selektiv die Cilien der Haarsinneszellen in den Kanalneuromasten. Die Haarsinneszellen der Oberflächenneuromasten werden dabei nicht beeinträchtigt (Song et al. 1995). Die Fische verblieben für 4 Tage in der Lösung. Um einer Abnahme der Gentamycinwirkung entgegen zu wirken wurde täglich eine frische Lösung bereitet. Die Fische wurden anschließend unter den gleichen Bedingungen wie vor der Behandlung daraufhin getestet, ob sie die vibrierende Kugel im Still- und Fließwasser (5 cm s<sup>-1</sup>) detektieren konnten.

### 2.1.7 Auswertung

Zur Quantifizierung wurde die mittlere Atemaktivität während eines 10 Sekunden-Intervalls **vor** Beginn der Reizpräsentation (A) und die mittlere Atemaktivität **während** des 4 Sekunden-Intervalls der Reizpräsentation (B) bestimmt und die prozentuale Veränderung der Atemfrequenz ( $\Delta AF$ ) berechnet.

$\Delta AF = (A/B) \cdot 100$ , wenn die Atemrate während der Reizpräsentation zunahm (Akzelleration) und  $\Delta AF = (B/A) \cdot 100$ , wenn die Atemrate während der Reizpräsentation abnahm (Dezelleration). Die Daten aus dem 10 Sekunden Intervall vor Beginn jeder einzelnen Reizpräsentation wurden für jedes Versuchstier gemittelt und galten als Ruheatemrate der Tiere. Für jedes Versuchstier wurden die mit einer bestimmten Reizamplitude erhobenen Daten über alle Versuchstage zusammengefasst. Um zu prüfen, ob ein Tier die vibrierende Kugel bei einer bestimmten Reizamplitude detektierte, wurde die Atemrate vor Reizpräsentation mit der Atemrate während der Reizpräsentation verglichen (Mann-Whitney U-Test,  $p \leq 0,05$ ). Zur Prüfung, ob ein Tier denselben Reiz im Fließwasser genau so gut detektierte wie im Stillwasser wurde die Atemrate bei einer bestimmten Reizamplitude im Stillwasser mit der Atemrate derselben Amplitude im Fließwasser verglichen (Mann-Whitney U-Test,  $p \leq 0,05$ ). Die statistischen Analysen wurden auf einem Windows PC mit der Software SPSS 11.5 durchgeführt.

## 2.2 Material und Methoden konditionierter Schwimmreaktionen

### 2.2.1 Versuchstiere und Haltung

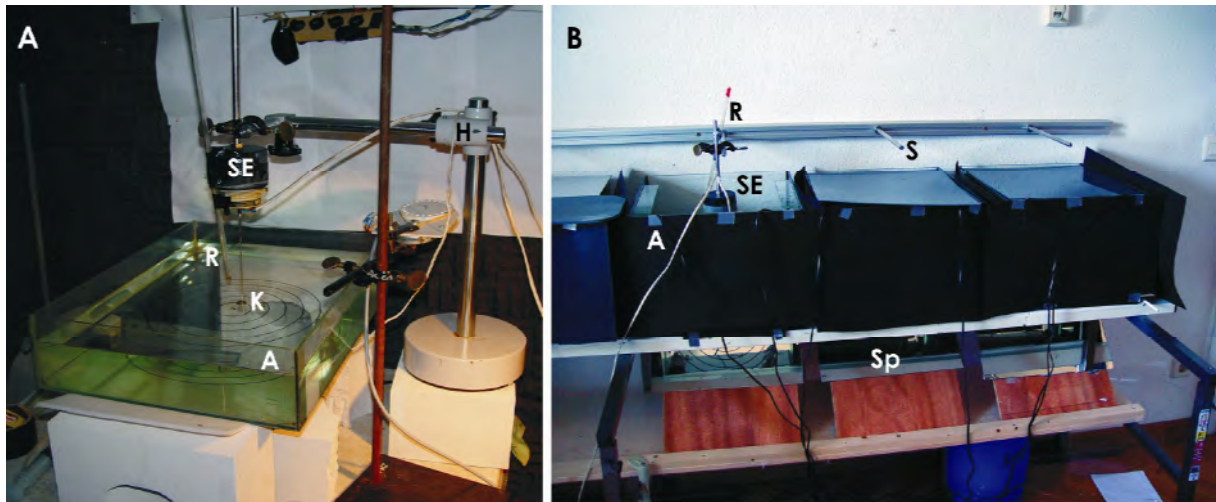
Als Versuchstiere dienten elf Oscars, *Astronotus ocellatus*, die aus dem Fachhandel (Knauber, Bonn) bezogen wurden und eine Größe von 6 bis 12 cm hatten. In einem ersten Versuchsabschnitt wurde mit sechs Tieren gearbeitet, die paarweise in drei Aquarien (60 cm x 30 cm x 30 cm, L x B x H) gehalten wurden. Die Aquarien waren durch Trennwände in zwei Kompartimente unterteilt, die jeweils von einem Fisch bewohnt wurden. Dadurch war eine eindeutige Identifizierung der Fische gewährleistet. Im zweiten Abschnitt der Versuche waren jeweils fünf Oscars einzeln in einem Aquarium (30 cm x 30 cm x 25 cm) untergebracht. Die Wassertemperatur betrug in beiden Versuchsabschnitten jeweils 25°C, alle Aquarien unterlagen dem normalen Hell- Dunkel-Rhythmus.

### 2.2.2 Versuchsbecken

Als Versuchsbecken diente im ersten Abschnitt der Untersuchungen ein Vollglasaquarium (45 cm x 35 cm x 10 cm, L x B x H), dessen Wasserstand 7,5 cm betrug. Das Aquarium stand auf einem schwingungsgedämpften Tisch (Eigenbau der Werkstatt des Zoologischen Instituts) in einer schallisolierten Kammer (Abb. 2.5 A). Dadurch sollten Störungen von außen minimiert werden. Ein Schwingerreger (V101, Ling Dynamic Systems) war oberhalb der Beckenmitte positioniert. Am Schwingerreger war ein Metallstab (Länge 10 cm) angebracht, an dessen Ende sich eine Plastikkugel befand ( $\varnothing$  8 mm). Die Plastikkugel diente als Reizquelle, welche die Signale des Schwingerregers in das Wasser übertrug. Die Kugel wurde in der Mitte des Beckens 2 cm über dem Boden positioniert. Auf dem Beckenboden waren, konzentrisch zur Kugel und im Abstand von jeweils 2,5 cm, Ringe aufgezeichnet, mit deren Hilfe die Position des Fisches im Becken und damit sein Abstand zur Reizquelle bestimmt werden konnten. Unterhalb des Versuchsbeckens war in einem Winkel von 45° ein Spiegel angebracht. Mit einer Kamera (CCD-Kamera-Modul s/w, Conrad Elektronik), die vor dem Spiegel platziert war, konnte das gesamte Becken von unten gefilmt werden.

In diesem ersten Versuchsabschnitt wurden Tiere einzeln mit einem Plastikbecken (17 x 11,5 x 11 cm, L x B x H) aus dem Hälterungsbecken entnommen und in das Versuchsbecken umgesetzt. Das Transferieren der Versuchstiere beeinträchtigte die Fische sehr. Das äußerte sich darin, dass sie bereits beim Einfangen mit dem kleinen Becken schnelle Fluchtbewegungen ausführten, um dem Einfangen zu entgehen. Dadurch bestand zudem die Gefahr, dass die Tiere sich verletzten. Nachdem die Fische in das Versuchsbecken umgesetzt waren, dauerte es mehrere Minuten bis sie anfangen sich zu bewegen. Dies führte

zu einer geringeren Kooperationsbereitschaft der Fische im Versuch. Aus diesen Gründen wurde eine neue Versuchsreihe mit neuen Versuchstieren gestartet, in der diese in ihren Hälterungsbecken (30 cm x 30 cm x 25 cm, L x B x H) belassen wurden. Die Reizquelle wurde vor Versuchsbeginn jeweils in diese Becken eingebracht (Abb. 2.5 B) indem der Schwingerreger an einer an der Wand befestigten Stange (Länge 25 cm) fixiert wurde. Die Kugel wurde hier 7,5 cm über dem Boden der Versuchsbecken positioniert.

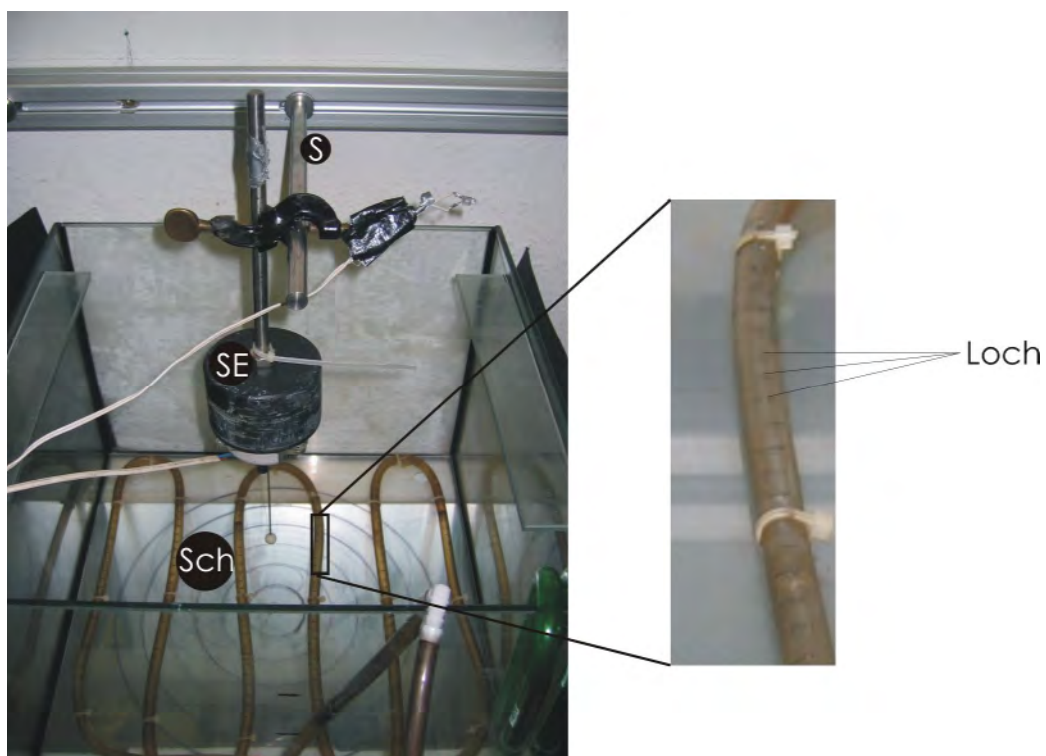


**Abbildung 2.5:** Verwendete Versuchsaufbauten. **A** Aufbau im ersten Versuchsabschnitt. **B** Aufbau im zweiten Versuchsabschnitt. A-Aquarium, H-Halter, K-Kugel, R-Futtermöhre, S-Stab, SE-Schwingerreger, Sp-Spiegel.

### 2.2.3 Reizerzeugung und Eichung

Sinusoidale Signale wurden mit Hilfe eines Computers (MacIntosh Power PC 7300/200) und der Software Superscope II 1.44 (GW Instruments) generiert. Über einen A/D-Wandler (Modell 100B, InstruNet) und einen Verstärker (PMA-1060, Denon) wurde das Signal an den Schwingerreger (PA 100E, Ling Dynamic Systems) geleitet. Die Reizfrequenz des Standardreizes ( $S^*$ ) betrug 100 Hz, die Reizdauer betrug drei Sekunden mit An- und Abstiegflanken von jeweils 100 ms. Die Kugel vibrierte in der vertikalen Achse, im rechten Winkel zur Wasseroberfläche. Zur Eichung wurde die Kugelvibration in Luft mit Hilfe eines kapazitiven Wegaufnehmers (Typ 4810, Probe Model 2804, LOT-Oriel) gemessen (Eichkurve siehe Anhang A.2). Die korrespondierende Partikelamplitude an der Oberfläche des Fisches wurde nach Harris and van Bergeijk (1962) berechnet. Während der Versuche lagen die peak-to-peak Schwingungsamplituden der Kugel zwischen 125 und 249  $\mu\text{m}$ . Da die errechnete Partikelamplitude auf den in Luft geeichten Werten beruht, und der Wasserwiderstand höher ist als der Luftwiderstand, kann man davon ausgehen, dass die Werte der Partikelamplitude am Fisch kleiner waren als die hier berechneten.

Im zweiten Versuchsabschnitt wurden zusätzlich Turbulenzen im Wasser erzeugt, die über einen am Boden der einzelnen Becken in Schlaufen gelegten Schlauch erzeugt wurden (Abb. 2.6). Der Schlauch hatte im Abstand von je 1 cm Löcher ( $\varnothing$  1 mm). Er wurde mittels einer Tauchpumpe (Typ 01, Barwig) von außen mit Wasser gespeist. Die Pumpe wurde über ein Labornetzgerät (PS303 Pro, Voltcraft) mit einer definierten Spannung betrieben. Das durch den Schlauch ins Becken gepresste Wasser erzeugte Verwirbelungen in der Wassersäule. Um den Wasserstand im Becken konstant zu halten, wurde über zwei Schläuche genau so viel Wasser entnommen wie zugeführt wurde. Dies funktionierte nach dem physikalischen Prinzip der korrespondierenden Röhren ohne technische Hilfsmittel.



**Abbildung 2.6:** Aufbau zur Erzeugung von Turbulenzen im Versuchsbecken. S-Stab, Sch-Schlauch, SE-Schwingerreger

Die Turbulenzen im Becken wurden mit Hilfe der Particle Image Velocimetry (PIV) quantifiziert. Dazu wurden Polyamidpartikel ( $\varnothing$  50  $\mu$ m), die über die gleiche Dichte wie Wasser verfügen, ins Wasser eingebracht. Anschließend wurde mit Hilfe eines Lasers (Modell DD650, Picotronic) eine Laserschicht durch die Wassersäule gelegt. Mit einer Hochgeschwindigkeitskamera (Motionscope M1.0.3, Redlake, AOS Technologies AG) wurden die Bewegungen der in der Laserschicht befindlichen Polyamidpartikel aufgezeichnet. Die Bilder wurden mit einer Framerate von 250 Frames/Sec gespeichert, was einer zeitlichen Auflösung der Particle Image Velocimetrie von 4 ms entspricht. Die PIV Grafiken (Vektorgrafik etc.) wurden mit der Software Davis 7 (La Vision) ausgewertet. Aufeinanderfolgende Frames

wurden mittels einer zeitlichen Kreuzkorrelation in einem Auswertfenster der Größe 64 x 64 pixel analysiert (Single Pass Filter, kein Post-Processing). Zur Verbesserung der Analyse wurde eine 75 %ige Überlappung von benachbarten Auswertfenstern gewählt.

#### 2.2.4 Konditionierung

Im ersten Versuchsabschnitt wurden die Oscars in Gruppen ins Versuchsbecken eingebracht. Sie sollten sich an das Handling durch die Versuchsleiterin sowie die neue Umgebung gewöhnen. Die als Reiz dienende Kugel wurde bereits vor Versuchsbeginn in das Becken eingebracht. Die Tiere sollten lernen, dass die vibrierende Kugel keine Gefahr für sie bedeutete. In beiden Versuchsabschnitten wurde damit begonnen, den Versuchstieren 10 – 20 rote Mückenlarven mit einer Pinzette anzubieten. Sobald sie mit der Pinzette gereichtes Futter annahmen, lockte die Versuchsleiterin die Tiere mit Futter zur Kugel in der Beckenmitte. Dort wurde dem Fisch das Futter gereicht, während parallel dazu die Kugel vibrierte. Die Tiere wurden dann ausschließlich an der vibrierenden Kugel gefüttert. Um die äußeren Einflüsse auf die Fische weiter zu minimieren, wurde die Pinzette durch ein Glasrohr (Länge 45 cm, Ø 4 mm) ersetzt, das am Schwingerreger befestigt war und ca. 2 cm oberhalb der Wasseroberfläche endete. So konnten Mückenlarven in unmittelbarer Nähe zur Kugel ins Wasser eingebracht werden. Anschließend wurde das Futter nicht mehr während der Reizpräsentation, sondern nach deren Ende gegeben. Die Oscars lernten so, die Futtergabe mit der Vibration der Kugel zu verknüpfen. Die Oscars wurden anfänglich an sieben Tagen in der Woche trainiert. Nach mehreren Wochen konnte das Training auf fünf Tage in der Woche reduziert werden. Es wurde jedoch darauf geachtet, dass nicht mehr als ein Tag Pause zwischen den einzelnen Trainingstagen lag.

Die Oscars wurden auf einen Standardreiz (**S+**) von 100 Hz (Reizdauer 3 s) konditioniert. Die peak-to-peak Schwingungsamplitude der Kugel betrug 125 µm. Die Reizpräsentation erfolgte randomisiert und war unabhängig von der Position des Fisches im Versuchsbecken. Dadurch schwankte die Distanz zwischen der Oberfläche der Kugel und dem Fisch um bis zu 15 cm.

Als Kriterium für eine Reaktion mussten die drei folgenden Verhaltensweisen (Abb. 2.7) erfüllt sein:

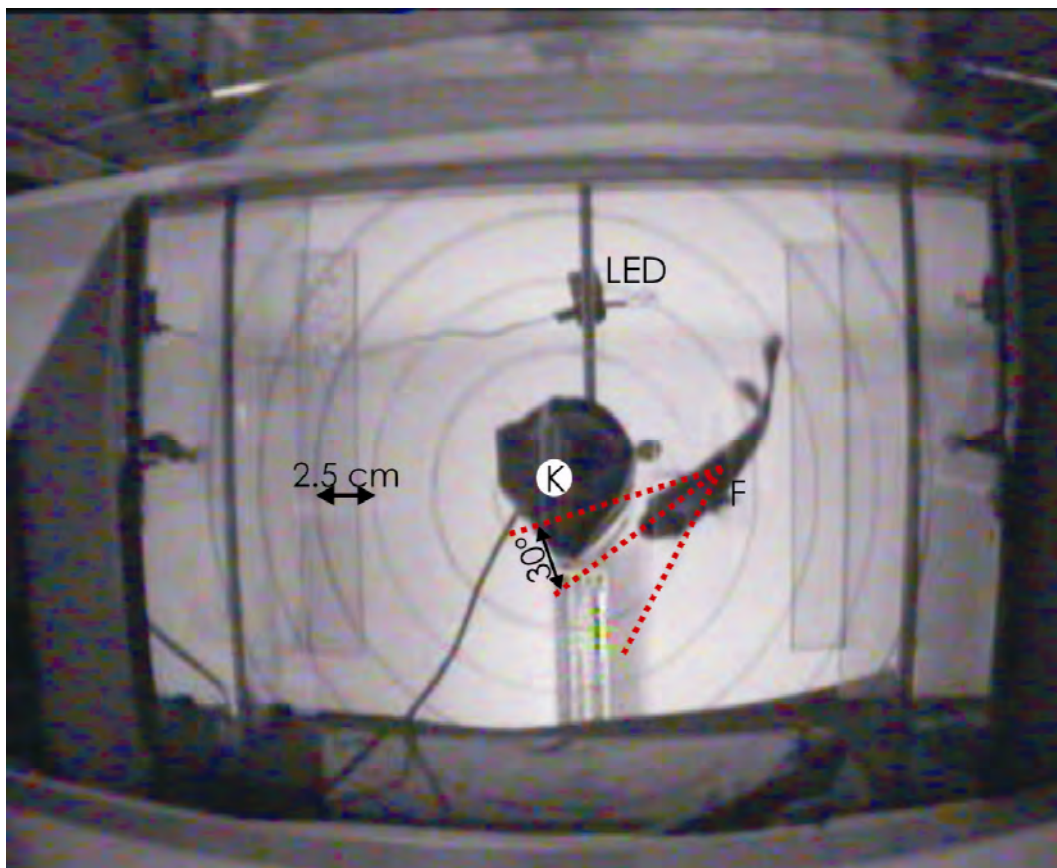
(i) Der Fisch musste sich um mindestens 30° zum Dipol hinwenden.

(ii) Die Distanz zwischen der Schnauze des Fisches und der Kugeloberfläche durfte maximal 5 cm betragen.



(iii) Der Oscar musste sich bei Reizende der Kugel zugewandt haben.

Dieses Kriterium galt als erfüllt, wenn sich die Kugel in einem zu beiden Seiten der rostro-caudalen Achse des Fisches ausgehenden Winkels von  $30^\circ$  befand. Der Ursprung der Winkel lag im Massenmittelpunkt des Fisches. Diese Verhaltensweisen mussten innerhalb der Dauer der Reizpräsentation auftreten, und die Tiere mussten bis zum Reizende an der Reizquelle verharren. War dies der Fall wurden die Fische belohnt. War dies nicht der Fall erfolgte keine Belohnung. Die Versuchsleiterin entschied ad hoc im Versuch ob dem Versuchstier eine Belohnung zuteil wurde. Die Fehlerquote dieser Entscheidungen lag bei 5 %.



**Abbildung 2.7:** Versuchsbecken von unten über einen Spiegel aufgenommen. Die Linien dienen der Visualisierung des Kriteriums (iii). K-Kugel, F-Fisch.

Blindversuche (keine Kugelvibration) wurden zwischen den normalen Durchgängen eingestreut um die Anzahl der spontanen Hinwendungen und Annäherungen des Versuchstieres zur Kugel zu bestimmen. Dabei wurde genauso verfahren wie bei einer echten Reizpräsentation, die Kabelverbindung zwischen Leistungsverstärker und Schwingererregger wurde jedoch unterbrochen, so dass kein Signal auf den Schwingererregger übertragen wurde.

Im ersten Versuchsansatz sollte die Detektionsschwelle der Tiere bestimmt werden. Hier wurde einzig mit einem 100 Hz Reiz gearbeitet. Im zweiten Versuchsansatz sollten die Tiere auf

eine Frequenzdiskriminierung getestet werden. Dazu wurden nach einer erfolgreichen Konditionierung eines Versuchstieres auf den 100 Hz Reiz in zufälliger Abfolge Reize mit Frequenzen von 50, 60, 70, 80, 90, 120 und 150 Hz (**S-**) präsentiert. Als erfolgreiche Konditionierung galt eine positive Antwortrate von über 70 % an drei aufeinander folgenden Versuchstagen. Die Reize unterschiedlicher Frequenzen wurden mit gleicher Geschwindigkeitsamplitude präsentiert.

### **2.2.5 Kontrollexperimente**

Die Experimente fanden in Dunkelheit statt und wurden mit einer Kamera aufgezeichnet.

#### 2.2.5.1 Ausschaltung des Seitenliniensystems

Um den relativen Anteil des Seitenliniensystems an der Detektion des Dipolreizes zu ermitteln wurden zwei Oscars für 3h einer Streptomycinsulfatbehandlung ( $1\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ ) unterzogen. Matsuura et al. (1971) beschreiben, dass eine extraluminale Exposition des Fisches in Streptomycinsulfat die Seitenlinie reversibel zerstört, das akustische System jedoch unbeeinflusst lässt.

Außerdem wurde das Seitenliniensystem von zwei Oscars im ersten Versuchsabschnitt und zwei Oscars im zweiten Versuchsabschnitt wurden wie in Kapitel 2.1.6.2 beschrieben mit Kobaltchlorid behandelt.

#### 2.2.5.2 Ausschaltung der Kanalneuromasten

Um die relative Bedeutung der Kanal- und Oberflächenneuromasten bei der Reizdetektion zu untersuchen wurden zwei Oscars mit einer 0,002 %igen Lösung von Gentamycin in Leitungswasser (nach Song et al. 1995) behandelt. Zur genauen Durchführung siehe Kapitel 2.1.6.3.

### **2.2.6 Morphologie**

Um die Wirksamkeit von Streptomycinsulfat zu prüfen wurden die Oberflächenneuromasten von zwei Oscars mit einem Fluoreszenzfarbstoff (2-(4-dimethylaminostyryl)-N-Ethyl Pyridinium Iodid (DASPEI, MoBiTec) sichtbar gemacht. Die Oscars wurden für 20 Minuten in  $125\text{ }\mu\text{mol}$  DASPEI im Dunkeln gehalten. Anschließend wurden die Tiere mit 5 %igem MS-222 tief betäubt und unter einem Fluoreszenzmikroskop untersucht. Die fluoreszierenden Neuromasten wurden mit einer Digitalkamera (Nikon Coolpix 5000) dokumentiert.

### 2.2.7 Post hoc Verifizierung der Verhaltensantwort

Um zu prüfen, ob das Verhalten der Tiere ad hoc richtig bewertet wurde, wurden die Versuche mit einem ccd-Kameramodul (Conrad-Elektronik) gefilmt, über eine TV-Karte (WinTV PAL-B/G, 44804REV D148) auf einen PC übertragen und mit dem Programm VirtualDub 1.4.9.3 (24 Bilder/s, Auflösung 320 x 240 Pixel) gespeichert. Parallel zur Aufzeichnung erfolgte eine visuelle Kontrolle der Versuche über einen Videomonitor (Conrad- Elektronik). Mit Hilfe eines selbst geschriebenen Programms in Delphi (Ben Stöver, Institut für Zoologie, Universität Bonn) wurden die Videos ausgewertet.

Dabei wurden für das letzte Bild vor Reizbeginn und für das letzte Bild während des Reizes folgende Parameter bestimmt:

- Der geschätzte Massenmittelpunkt des Fisches
- Der Abstand zwischen der Oberfläche der Kugel und dem Punkt auf der Fischeoberfläche der den kürzesten Abstand zur Kugel hatte
- Der Abstand zwischen der Kugel und dem vordersten Punkt am Kopf des Fisches
- Die Ausrichtung der rostro-caudalen-Achse des Fisches zur Kugel

Das Programm errechnete aus diesen Parametern die Drehung und die Annäherung des Fisches zur Kugel. Diese Werte wurden mit den ad hoc Werten verglichen und eine Fehlerquote berechnet.

### 2.2.8 Datenanalyse und Statistik

Zur Ermittlung einer Detektionsschwelle wurden die Daten hinsichtlich der, mittels Auslenkungsamplitude der Kugel und Entfernung des Fisches zur Kugel, berechneten Partikelamplitude an der Fischeoberfläche sortiert. Die Partikelamplitude wurde für jeden gegebenen Reiz berechnet. Für jeden Fisch wurden Klassen auf Grundlage der Partikelamplitude gebildet. Dabei wurde die Klassenbreite an die Ergebnisse eines jeden Versuchstieres angepasst, war aber für jedes einzelne Versuchstier konstant. Innerhalb der einzelnen Klassen wurde die prozentuale Antwort der Fische auf den Dipol bestimmt.

Zur Bestimmung von Detektionsschwellen (Versuchsansatz 1) wurden die Antwortraten in Abhängigkeit von der Amplitudenklasse dargestellt und eine logistische Regression (Origin 7.5) ( $y = A_2 + (A_1 - A_2) / (1 + (x/x_0)^p)$ ) angepasst. Als Schwelle wurde die doppelte

Blindversuchsrate bestimmt. Zur Prüfung der mit der logistischen Regression ermittelten Schwellen wurden die Reaktionen innerhalb einer Partikelamplitudenklasse gegen die Reaktionen während der Blindversuche getestet ( $\chi^2$ -Test,  $p \leq 0,05$ , SPSS 13.0).

Um zu prüfen, ob ein Fisch einen 100 Hz-Reiz von Reizen mit anderer Frequenz unterscheiden konnte, wurden die prozentualen Antworten eines Fisches pro Frequenz bestimmt. Die Reaktionen bei einer Frequenz wurden mit einer binär logistischen Regression ( $p \leq 0,05$ ) mit den Reaktionen während der Blindversuche verglichen. Die prozentualen Antworten eines Fisches bei einer Frequenz in stillem Wasser wurden mit den Antworten bei derselben Frequenz in turbulentem Wasser verglichen. Dazu wurde der Chi-Quadrat-Test ( $p \leq 0,05$ , SPSS 13.0) angewendet.

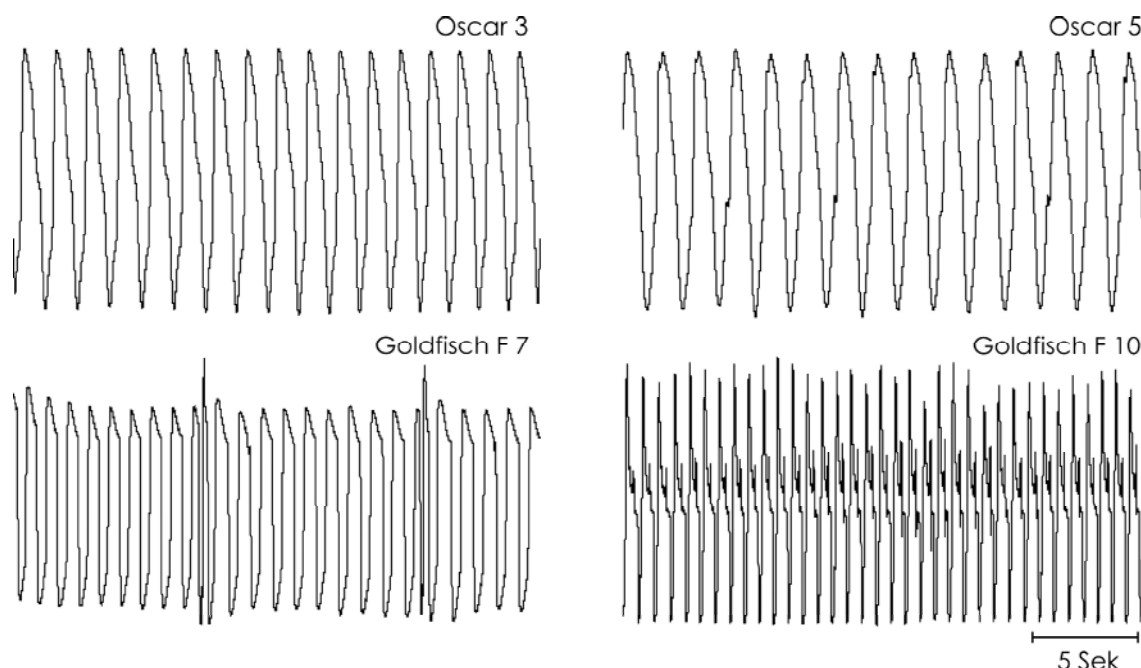
### **3. ERGEBNISSE**

#### **3.1 Detektionsschwellen in Still- und Fließwasser ermittelt anhand unkonditionierter Atemreaktionen**

##### **3.1.1 Ruheatmung in Still- und Fließwasser**

Ziel dieser Versuche war es, bei Goldfischen und Oscars Detektionsschwellen für Dipolreize in Still- und Fließwasser zu ermitteln. Als Kriterium für eine Detektion dienten reizinduzierte Änderungen der Atemfrequenz. Eine wesentliche Voraussetzung dafür, dass Änderungen der Atemfrequenz, die durch hydrodynamische Reize hervorgerufen wurden, als solche erkannt wurden, war eine konstante Ruheatmung der Versuchstiere. Da die Atmung der Versuchstiere nach dem Umsetzen vom Haltungsbecken in das Versuchsbecken sehr unregelmäßig war, wurde den Tieren nach dem Umsetzen vom Haltungsbecken in das Versuchsbecken Zeit zur Gewöhnung an die neue Umgebung gegeben, bevor mit der Stimulation begonnen wurde. Im Verlauf von circa fünf Minuten beruhigte sich die Atmung der Versuchstiere und war danach sehr regelmäßig.

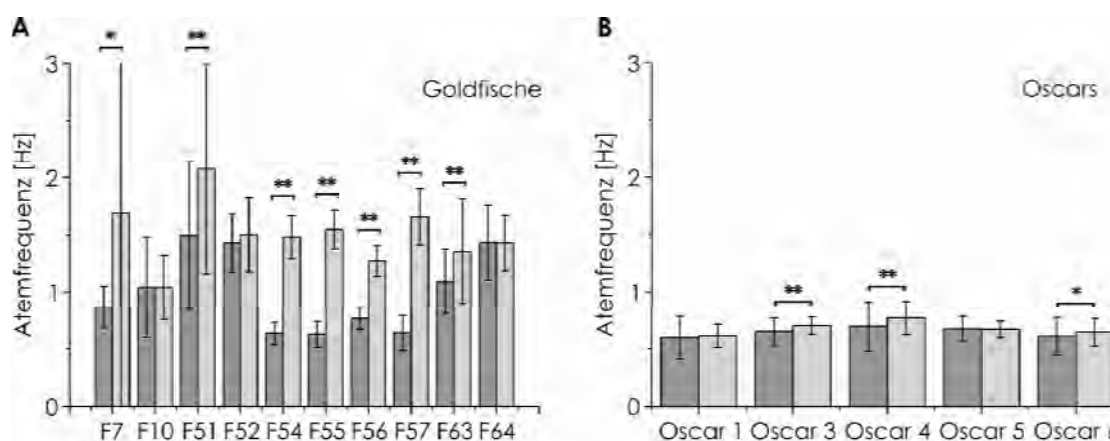
Zur Quantifizierung der Ruheatemfrequenz eines Versuchstieres wurde in einem Zeitraum von 10 Sekunden vor jeder Reizpräsentation der zeitliche Abstand zwischen einzelnen Kiemendeckelbewegungen bestimmt und für diese Werte der Mittelwert berechnet. Die mittlere Ruheatemfrequenz wurde auf Basis aller auf diese Weise für ein Versuchstier erhobenen Daten ermittelt. Für jedes Versuchstier wurde geprüft, ob die mittlere Ruheatmung von der mittleren Ruheatmung anderer Individuen derselben Art verschieden war und ob die mittlere Ruheatmung in Stillwasser und in Fließwasser verschieden war (Mann-Whitney U-Test,  $p \leq 0,05$ ). Außerdem wurden die Ruheatemfrequenzen der Individuen einer Art in Stillwasser sowie in Fließwasser gemittelt und auf Unterschiede zwischen den Arten geprüft (Mann-Whitney U-Test;  $p \leq 0,05$ ).



**Abbildung 3.1:** Originalspuren der Ruheatmung von zwei Oscars (oben) und zwei Goldfischen (unten). In der Ableitung von Goldfisch F 7 sind zwei im Abstand von circa 10 s auftretende schnelle Atembewegungen zu erkennen, die eine zusätzliche Kiemendeckelbewegung darstellen.

Abbildung 3.1 zeigt exemplarisch Originalspuren der Ruheatmung von vier Versuchstieren. Diese Abbildung verdeutlicht dass die Ruheatemfrequenzen einzelner Versuchstiere derselben Art unterschiedlich waren (vgl. Oscar 3 und 5 bzw. Goldfisch F 7 und F 10), und dass Oscars niedrigere Ruheatemfrequenzen hatten als Goldfische.

Die mittleren Ruheraten der getesteten Goldfische variierten in Stillwasser zwischen 0,63 und 1,64 Hz und in Fließwasser zwischen 1,27 und 2,08 Hz (Abbildung 3.2 A, Tabelle 1). Gemittelt über alle Versuchstiere betrug die Ruheatemfrequenz der Goldfische  $1,03 \text{ Hz} \pm 0,46$  in Stillwasser und  $1,47 \text{ Hz} \pm 0,45$  in Fließwasser.



**Abbildung 3.2:** Gemittelte Atemruheraten in Stillwasser (dunkelgraue Balken) und in Fließwasser (hellgraue Balken). **A** Ruheraten der getesteten Goldfische. **B** Ruheraten der getesteten Oscars. \*  $p \leq 0,05$ , \*\*  $p \leq 0,01$ , Mann Whitney U-Test.

Der Vergleich der mittleren Ruheraten in Still- und Fließwasser ergab, dass sieben von zehn Goldfischen in Fließwasser Ruheatemfrequenzen zeigten, die im Vergleich zu Stillwasserbedingungen erhöht waren. Eine statistische Auswertung der Ruheatemfrequenzen ergab, dass der Effekt bei allen sieben Tieren statistisch signifikant war ( $p < 0,004$ , Abb. 3.2 A, Tabelle 1). Drei Tiere zeigten in Fließwasser Ruheatemfrequenzen, die im Vergleich zum Stillwasser nicht signifikant verändert waren ( $p > 0,05$ , Abb. 3.2 A, Tabelle 1). Gemittelt über alle zehn Versuchstiere war der Unterschied der Atemfrequenzen in Still- und Fließwasser statistisch signifikant ( $p = 0,0001$ , Abb. 3.3, Tabelle 1).

Versuchstier	Stillwasser			Fließwasser ( $v = 5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ )			p-Wert (Mann-Whitney U-Test)
	Mittlerer Abstand zwischen zwei Atemzyklen [ms]	Mittlere Atemfrequenz [Hz]	S.D.	Mittlerer Abstand zwischen zwei Atemzyklen [ms]	Mittlere Atemfrequenz [Hz]	S.D.	
<b>F 7</b>	1204,94	0,87	0,18	1045,03	1,69	4,08	0,004
<b>F 10</b>	1204,94	1,04	0,44	1012,30	1,04	0,28	0,071
<b>F 51</b>	789,26	1,50	0,65	567,46	2,08	0,92	0,0001
<b>F 52</b>	721,44	1,43	0,25	696,56	1,50	0,32	0,101
<b>F 54</b>	636,32	0,64	0,10	686,57	1,48	0,19	0,0001
<b>F 55</b>	627,56	0,63	0,11	653,86	1,55	0,17	0,0001
<b>F 56</b>	768,20	0,77	0,09	793,76	1,27	0,13	0,0001
<b>F 57</b>	642,32	0,64	0,15	617,80	1,66	0,24	0,0001
<b>F 63</b>	987,64	1,09	0,28	865,50	1,36	0,46	0,0001
<b>F 64</b>	736,37	1,43	0,33	721,39	1,43	0,24	0,883
<b>Mittelwert</b>	<b>791,45</b>	<b>1,03</b>	<b>0,46</b>	<b>766,43</b>	<b>1,47</b>	<b>0,45</b>	<b>0,0001</b>

**Tabelle 1:** Ruheraten und mittlere Abstände zwischen zwei Atemzyklen der Goldfische.

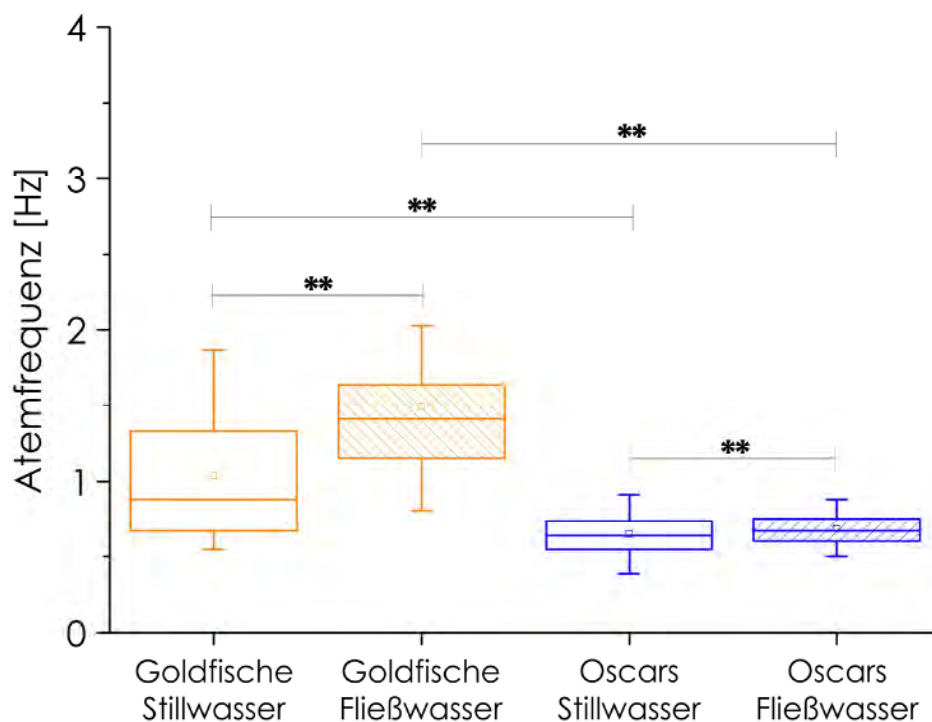
Die Ruheatemraten der Oscars variierten in Stillwasser zwischen 0,60 und 0,70 Hz und in Fließwasser zwischen 0,61 und 0,77 Hz (Abbildung 3.2 B, Tabelle 2). Gemittelt über alle Versuchstiere betrug die Ruheatemfrequenz der Oscars  $0,65 \text{ Hz} \pm 0,17$  in Stillwasser und  $0,68 \text{ Hz} \pm 0,12$  in Fließwasser. Vier der fünf getesteten Oscars zeigten in Fließwasser Atemfrequenzen, die im Vergleich zum Stillwasser erhöht waren. Dieser Effekt war bei drei Tieren statistisch signifikant ( $p < 0,014$ , Abb. 3.2 B, Tabelle 2). Gemittelt über alle Oscars war der Unterschied der Atemfrequenzen in Still- und Fließwasser statistisch signifikant ( $p = 0,0001$ , Abb. 3.3, Tabelle 2).

Ein Vergleich zwischen Goldfischen und Oscars zeigte, dass Goldfische unter Fließwasserbedingungen eine prozentuale Zunahme ihrer Ruheatemfrequenz um 30 % zeigten, während die Ruheatemfrequenz der Oscars in Fließwasser, verglichen mit Stillwasserbedingungen, um 5 % zunahm.

Versuchstier	Stillwasser			Fließwasser ( $v = 5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ )			p-Wert (Mann-Whitney U-Test)
	Mittlerer Abstand zwischen zwei Atemzyklen [ms]	Mittlere Atemfrequenz [Hz]	S.D.	Mittlerer Abstand zwischen zwei Atemzyklen [ms]	Mittlere Atemfrequenz [Hz]	S.D.	
Oscar 1	1907,88	0,60	0,19	1667,68	0,61	0,10	0,73
Oscar 3	1593,42	0,65	0,12	1440,25	0,70	0,08	0,0001
Oscar 4	1579,04	0,70	0,21	1342,13	0,77	0,15	0,0001
Oscar 5	1525,95	0,67	0,11	1509,52	0,67	0,07	0,94
Oscar 6	1781,85	0,61	0,17	1610,77	0,64	0,12	0,01
<b>Mittelwert</b>	<b>1661,42</b>	<b>0,65</b>	<b>0,17</b>	<b>1491,51</b>	<b>0,68</b>	<b>0,12</b>	<b>0,0001</b>

**Tabelle 2:** Ruheraten und mittlere Abstände zwischen zwei Atemzyklen der Oscars.

Die mittleren Ruheatemfrequenzen der Oscars waren sowohl in Stillwasser als auch in Fließwasser deutlich niedriger als die der Goldfische (Stillwasser:  $p = 0,0001$ , Fließwasser:  $p = 0,0001$ ).



**Abbildung 3.3:** Mediane und 25 % und 75 % Perzentile der Ruheatemraten von zehn Goldfischen (orange) und fünf Oscars (blau) in Stillwasser und Fließwasser ( $5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ). \*  $p \leq 0,05$ , \*\*  $p \leq 0,01$  (Mann-Whitney U-Test).

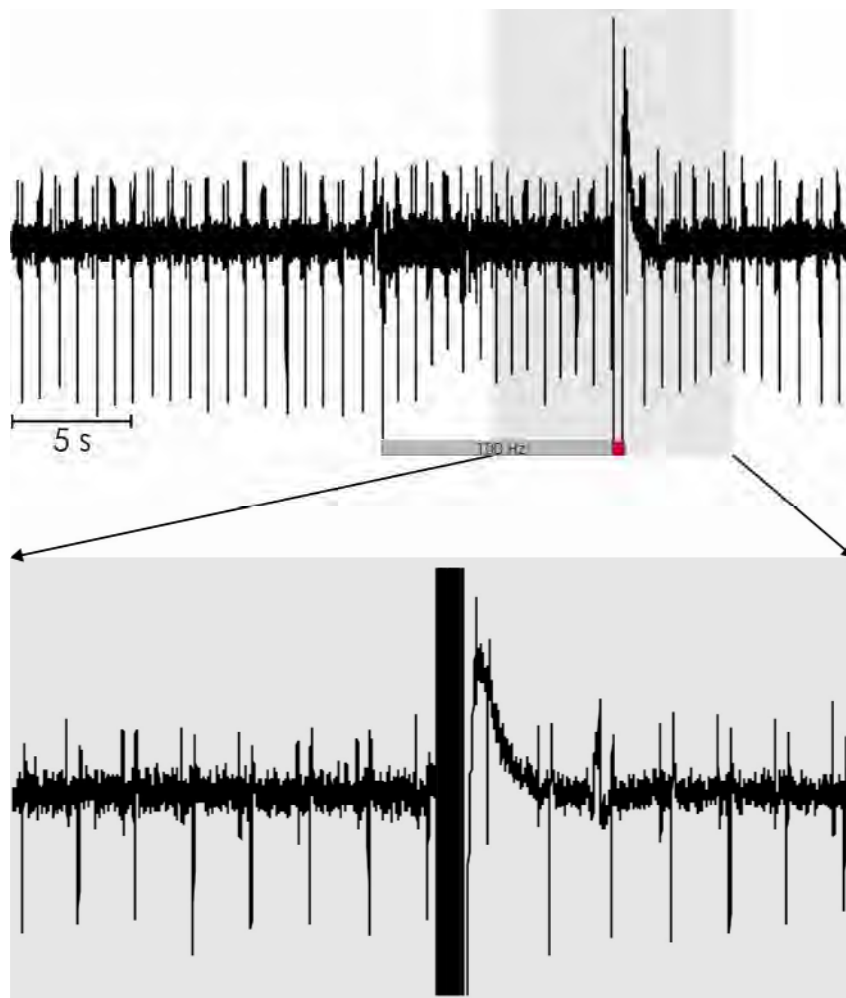


### 3.1.2 Konditionierung der Fische

Ein ursprüngliches Ziel der Arbeit war es, reproduzierbare Atemreaktionen auf hydrodynamische Reize zu erhalten. Dazu sollten Fische mit einem Strafreiz konditioniert werden. Diese Methode wurde bereits in früheren Arbeiten erfolgreich angewandt (z.B. Fay und Coombs 1983, Coombs 1994, Vogel und Bleckmann 1998), jedoch wurden dort andere Stimuli (akustische Reize, im Wasser bewegte Objekte) verwendet. In der vorliegenden Arbeit wurde, wie z.B. bei Fay (1998) und Yoshida et al. (2004), ein Elektroschock als Strafreiz verwendet, der zu einer unbedingten Atemsuppression des Versuchstieres führen sollte. Obwohl verschiedene Reizintensitäten (1 bis 7 Volt) und Reizfrequenzen (50, 60, 80 und 100 Hz) sowohl als Wechsel- als auch als Gleichstrom getestet wurden, führte diese Methode nicht zu dem gewünschten Erfolg. In Einzelfällen waren die Intensitäten der Elektroschocks so hoch, dass es zu Zuckungen der Rumpfmuskulatur der Tiere kam, jedoch ohne Veränderungen der Atemfrequenz. Da die Tiere nicht auf die verwendeten Elektroschocks reagierten, erfolgte keine Konditionierung.

Da die elektrische Reizung nicht zu den erwarteten Änderungen der Atemfrequenzen führte, wurden verschiedene andere Reize auf ihre Eignung als Strafreiz getestet. Diese waren (i) lautes Rauschen, das über einen Lautsprecher über dem Versuchsbecken präsentiert wurde, (ii) Vibrationen im Fließtank, die mit Hilfe eines Stabes, der an einem Lautsprecher befestigt war und über einen Audioverstärker angetrieben wurde, den Tank anstieß, (iii) Lichtblitze, die mit Hilfe einer Lampe erzeugt wurden, die auf den Kopf des Fisches gerichtet war, (iv) eine dunkle Pappe, die parallel zur Wasseroberfläche über den Fisch hinweg bewegt wurde und (v) ein Wasserstoß, der aus einer Pipette direkt auf die Schnauze des Fisches gegeben wurde. Keiner dieser Reize führte zu einer systematischen und reproduzierbaren Änderung der Atemfrequenz, so dass mit keinem dieser Reize eine Konditionierung der Versuchstiere durchgeführt werden konnte.

Schließlich wurde versucht die Herzfrequenz der Versuchstiere abzuleiten und Änderungen der Herzfrequenz auf hydrodynamische Reize zu messen. Hierzu wurden Silberdrähte in der Nähe des Herzens unter die Haut der Goldfische geschoben und die so registrierte Herzschlagfrequenz zehntausendfach verstärkt, gefiltert (zwischen 0,1 und 100 Hz) und aufgezeichnet. Auch in diesem Fall wurden elektrische Reize mit Frequenzen von 20, 50 und 100 Hz und Amplituden von bis zu 5,5 Volt auf ihre Eignung als Strafreiz getestet. Ähnlich wie bei den Atemraten traten auch bei den Herzschlagfrequenzen keine reproduzierbaren Änderungen als Folge der elektrischen Reizung auf (Abb. 3.4), so dass auch mit dieser Methode eine Konditionierung der Versuchstiere nicht möglich war.



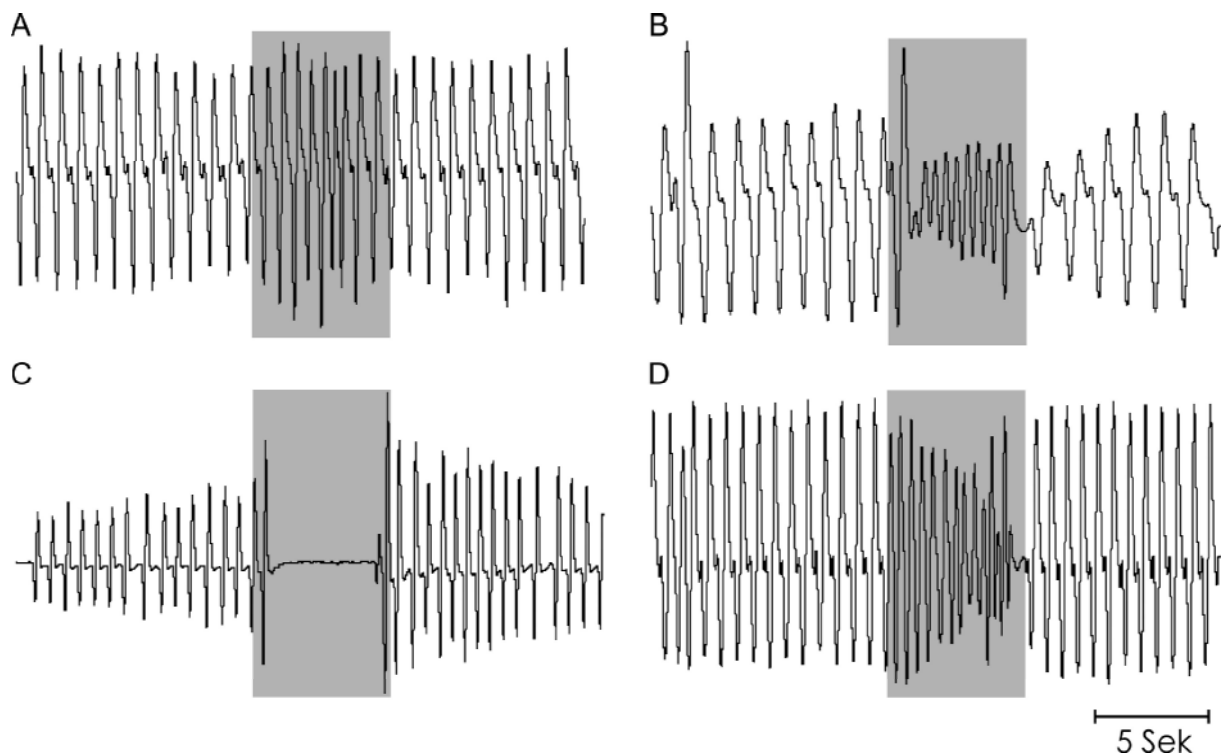
**Abbildung 3.4:** Ableitung der Herzschlagfrequenz eines Goldfisches (Reizfrequenz 100 Hz). Der rote Balkenabschnitt repräsentiert den elektrischen Strafreiz (2 Volt). Nach dem Strafreiz wird die Ableitung von einem Reizartefakt überlagert. Der vergrößerte Ausschnitt unten zeigt, dass die Herzschlagfrequenz im Anschluss an den Strafpuls unverändert blieb.

### 3.1.3 Unkonditionierte Atemreaktion auf hydrodynamische Reize

Da keiner der getesteten Strafreize zu systematischen Änderungen vegetativer Funktionen (Atemaktivität, Herzschlag) führte und somit die Versuchstiere nicht konditioniert werden konnten, wurden im weiteren Verlauf des Projekts unkonditionierte Atemreaktionen der Fische auf die präsentierten Stimuli aufgezeichnet. Alle Tiere reagierten auf die Präsentation eines Dipolreizes mit einer unkonditionierten Änderung der Atemfrequenz, allerdings waren diese Änderungen in ihrer Stärke und Richtung (Dezeleration oder Akzeleration) von einer Reizpräsentation zur nächsten verschieden. Deshalb erforderte diese Methode eine große Anzahl an Versuchsdurchgängen, um verlässliche Detektionsschwellen ermitteln zu können.

### 3.1.4 Variabilität der Atemreaktionen

Unkonditionierte Atemreaktionen auf Dipolreize waren in Form und Stärke variabel. Abbildung 3.5 zeigt exemplarisch Änderungen der Atmung eines Goldfisches bei Reizung mit einem 100 Hz Dipolreiz (85  $\mu\text{m}$  peak-to-peak Schwingungsamplitude, entspricht einer Partikelbewegungsamplitude von 1,57  $\mu\text{m}$  am Fisch). Diese Abbildung verdeutlicht, dass die Tiere häufiger mit einer Akzeleration als mit einer Dezeleration auf einen Dipolreiz reagierten, und dass das Ausmaß der Frequenzänderung unterschiedlich sein konnte.

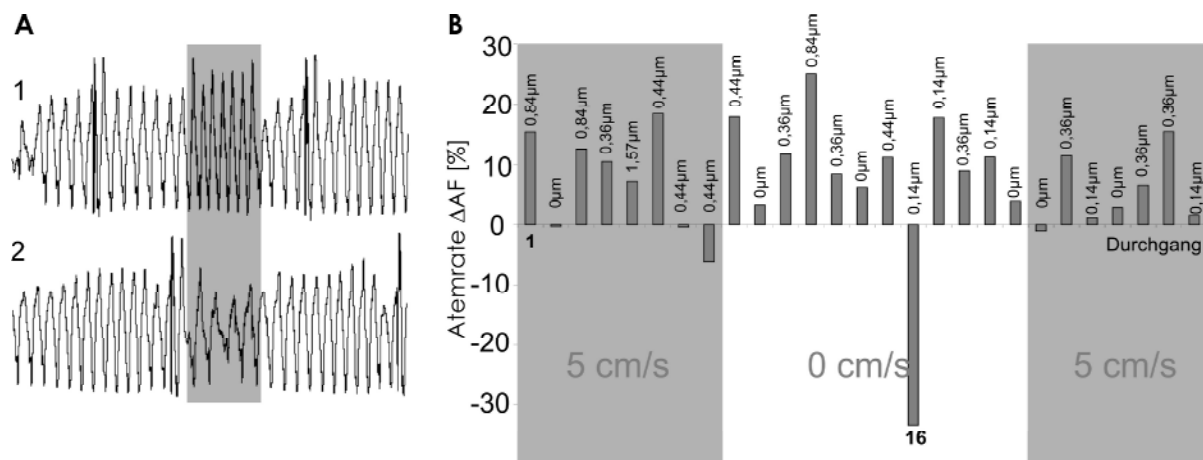


**Abbildung 3.5:** Atemreaktionen eines Goldfisches bei Reizung mit einem stationären Dipol (100 Hz, Partikelbewegungsamplitude am Fisch: 1,57  $\mu\text{m}$ ). **A, B, D**, Beispiele für Akzelerationen unterschiedlicher Stärke. **C** Beispiel für eine Dezeleration. Die grau unterlegte Fläche repräsentiert den Zeitraum der Reizpräsentation.

Unabhängig von der Reizamplitude antworteten Goldfische ( $n = 10$ ) auf 70 % aller Reizpräsentationen mit einer Akzeleration und auf 30 % mit einer Dezeleration. Bei Oscars ( $n = 5$ ) waren diese Werte ähnlich. Sie antworteten in 80 % der Fälle mit einer Akzeleration auf den Dipolreiz und in 20 % der Fälle mit einer Dezeleration.

Auch während eines einzelnen Versuchsdurchgangs konnten sowohl Akzelerationen als auch Dezelerationen auftreten. Dies ist beispielhaft in Abbildung 3.6 gezeigt, in der die prozentuale Änderung der Atemrate ( $\Delta\text{AF}$ ) auf aufeinander folgende Reize, die im Abstand von circa 60 Sekunden präsentiert wurden, dargestellt ist. In diesem Fall variierte die Stärke

der Änderung der Atemrate zwischen 0 und circa 30 %, wobei nur in zwei Fällen eine Dezeleration während des Reizes auftrat.



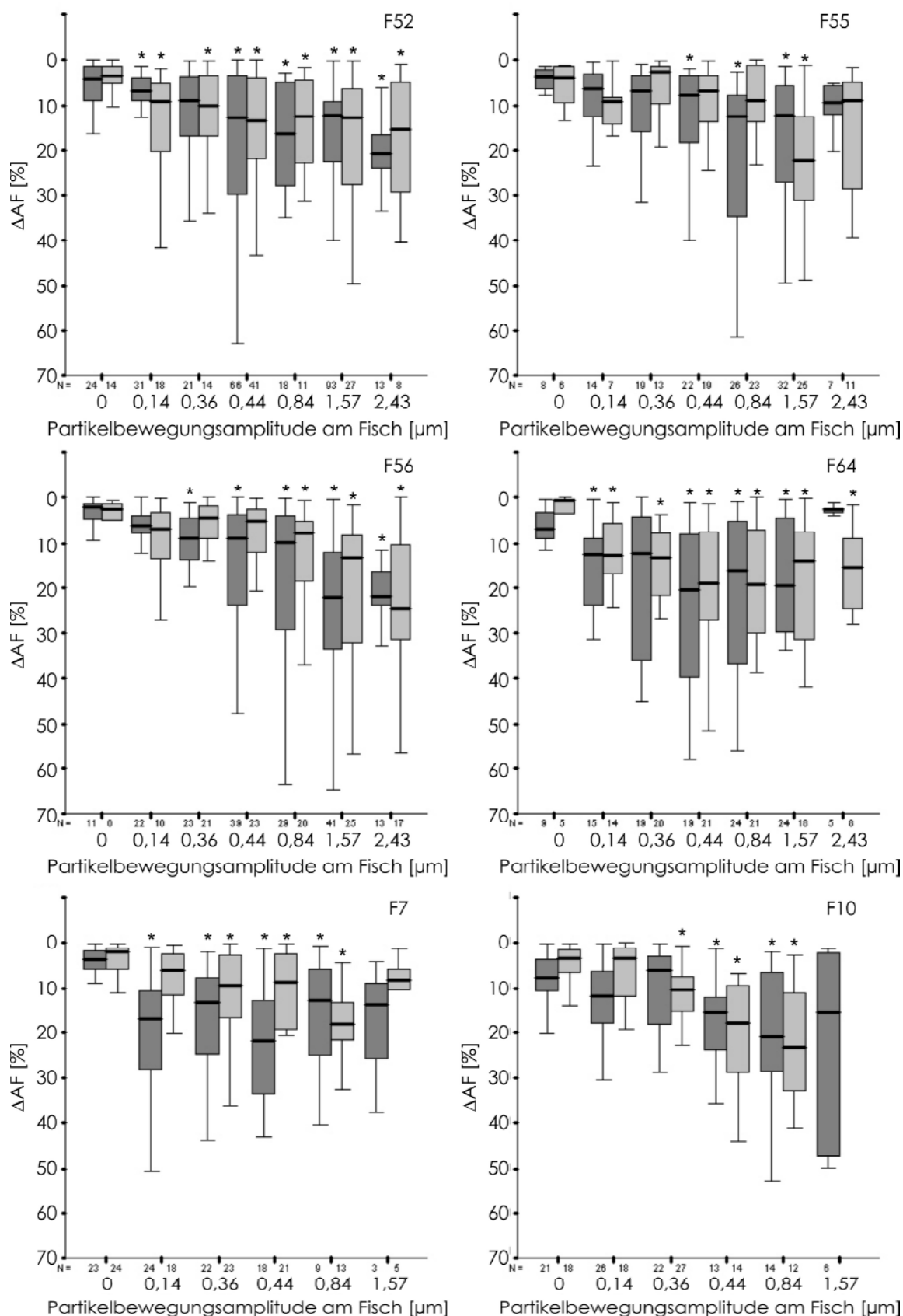
**Abbildung 3.6:** Variabilität der Antworten von Goldfisch F55 während einer Versuchssitzung. **A** Originalableitungen der Atmung. **A1** Verlauf der Atmung bei Reizpräsentation 1, **A2** Verlauf der Atmung bei Reizpräsentation 16 (vgl. Nummern unter den Balken 1 und 16 in B). **B** Prozentuale Veränderungen der Atemrate bei aufeinander folgenden Reizpräsentationen. Grau unterlegte Flächen: Fließwasser ( $5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Nicht unterlegte Fläche: Stillwasser. Werte über den Balken geben die jeweiligen Partikelbewegungsamplituden am Fisch an.

### 3.1.5 Detektionsschwellen

Zur Erstellung von Schwellenkurven wurden die Ergebnisse jedes Tieres über verschiedene Versuchstage gemittelt und in Abhängigkeit von der Reizamplitude an der Stelle des Fisches aufgetragen, die dem Dipol am nächsten war (berechnet nach Harris and van Bergeijk 1962). In Stillwasser antworteten Goldfische ( $n = 10$ ) und Oscars ( $n = 5$ ) auf die größten präsentierten Partikelbewegungsamplituden ( $2,4 \mu\text{m}$  am Fisch) mit einer signifikanten Änderung der Atemrate von 20 bzw. 27,5 %. Mit kleiner werdender Partikelbewegungsamplitude nahm bei beiden Arten die Stärke der Änderung der Atemrate ab. Bei den kleinsten verwendeten Reizamplituden nahm die Änderung der Atemrate Werte an, die mit den in den Blindversuchen (kein Stimulus präsentiert) ermittelten Werten vergleichbar waren. Zwei Goldfische zeigten bei keiner der verwendeten Reizamplituden eine signifikante Veränderung ihrer Atemrate (nicht dargestellt) und wurden deshalb nicht weiter verwendet. Als Detektionsschwelle wurde die kleinste Partikelbewegungsamplitude definiert, bei der bei einem Versuchstier im Mittel die Atemrate während des Reizes von der Atemrate vor Reizbeginn verschieden war (Mann-Whitney U-Test;  $p \leq 0,05$ ).

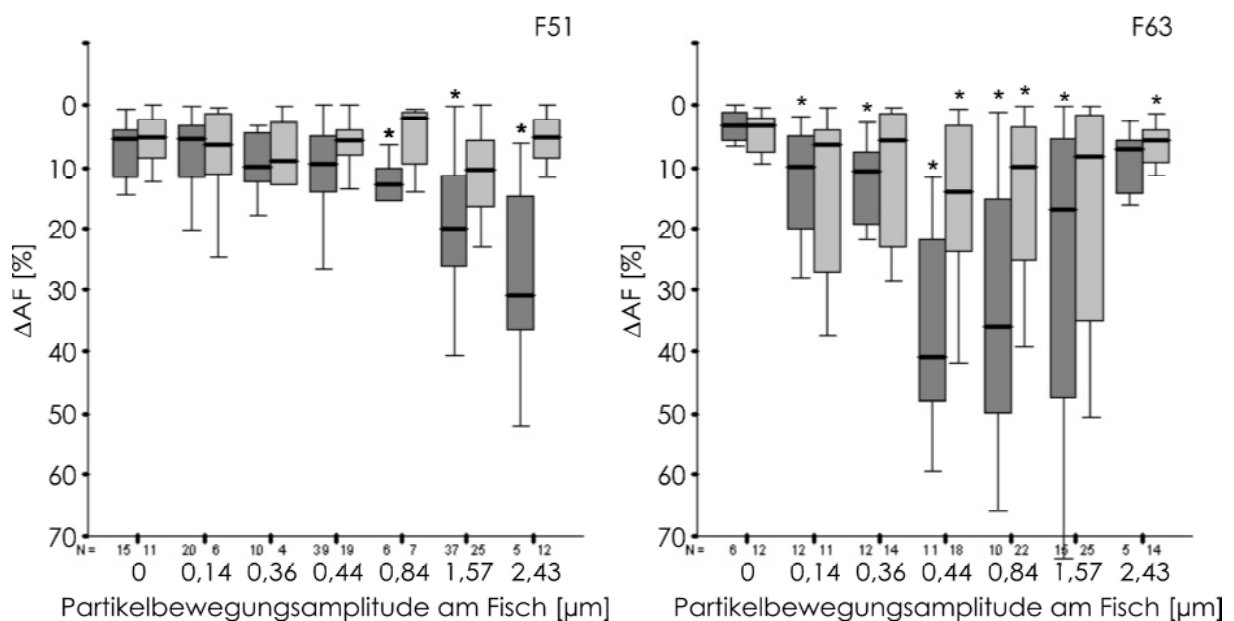
### **3.1.5.1 Detektionsschwellen bei Goldfischen**

Die Detektionsschwellen der Goldfische waren individuell verschieden und lagen bei Partikelbewegungsamplituden zwischen 0,14 und 0,44  $\mu\text{m}$  am Fisch. Ein Goldfisch detektierte den Stimulus bei einer Partikelbewegungsamplitude von 0,84  $\mu\text{m}$  (F 51), vier Fische bei einer Amplitude von 0,44  $\mu\text{m}$  (F 10, F 52, F 55, F 64), ein Goldfisch bei 0,36  $\mu\text{m}$  (F 56) und zwei Goldfische bei 0,14  $\mu\text{m}$  (F 7, F 63), der kleinsten verwendeten Amplitude (Abb. 3.7 und Abb. 3.8).



**Abbildung 3.7:** Antworten von sechs Goldfischen auf eine vibrierende Kugel in Still- bzw. Fließwasser ( $5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Die mittlere Änderung der Atemfrequenz ( $\Delta AF$ , siehe Material und Methoden) in Prozent ist als Funktion der Partikelbewegungsamplitude aufgetragen. Dunkelgraue Boxplots: Mediane und Perzentile in Stillwasser, hellgraue Boxplots: Mediane und Perzentile in Fließwasser. 0  $\mu m$ : Blindversuche (blank trial, kein Stimulus präsentiert). \*  $p \leq 0,05$  (Mann-Whitney U-Test).

Die im Fließwasser ( $v = 5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) ermittelten Detektionsschwellen waren mit den in Stillwasser gemessenen Schwellen vergleichbar und lagen bei Partikelbewegungsamplituden zwischen  $0,14$  und  $1,57 \mu\text{m}$ . Ein Goldfisch detektierte den Reiz bei einer Amplitude von  $1,57 \mu\text{m}$  (F 55), ein weiterer bei  $0,84 \mu\text{m}$  (F 56), zwei Tiere bei  $0,36 \mu\text{m}$  (F 7 und F 10) und zwei weitere bei  $0,14 \mu\text{m}$  (F 64 und F 52) (Abb. 3.7). Bei zwei Tieren konnte keine Schwelle in Fließwasser ermittelt werden, da sie nicht (F 51) bzw. nur bei zwei (F 63) der präsentierten Reizamplituden auf den Dipol antworteten (Abb. 3.8, Tabelle 3).



**Abbildung 3.8:** Antworten zweier Goldfische auf eine vibrierende Kugel in Still- bzw. Fließwasser ( $5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Die mittlere Änderung der Atemfrequenz ( $\Delta\text{AF}$ , siehe Material und Methoden) in Prozent ist als Funktion der Partikelbewegungsamplitude aufgetragen. Dunkelgraue Boxplots: Mediane und Perzentile in Stillwasser, hellgraue Boxplots: Mediane und Perzentile in Fließwasser.  $0 \mu\text{m}$ : Blindversuche (blank trials, kein Stimulus präsentiert). \*  $p \leq 0,05$  (Mann-Whitney, U-Test).

Um zu prüfen ob die Detektionsschwellen einzelner Versuchstiere in Still- bzw. Fließwasser unterschiedlich waren, wurden bei jedem Tier die Antworten bei einer gegebenen Partikelbewegungsamplitude in Stillwasser mit den Antworten bei derselben Partikelbewegungsamplitude in Fließwasser verglichen (Mann-Whitney U-Test). Dabei zeigte sich, dass bei sechs Goldfischen die Detektionsschwellen in Still- bzw. Fließwasser vergleichbar waren ( $p > 0,084$ , Abb. 3.7). Zwei Goldfische antworteten im Fließwasser nicht auf den Dipol. Dies könnte bedeuten, dass bei diesen Tieren die Detektionsschwellen im Vergleich zu den in Stillwasser ermittelten Schwellen signifikant erhöht waren ( $p = 0,009$  und  $p = 0,028$ , Abb. 3.8).

Versuchstier	Detektionsschwellen in $\mu\text{m}$		Mann-Whitney U-Test	
	Stillwasser	Fließwasser	p-Werte Stillwasser	p-Werte Fließwasser
<b>F 7</b>	0,14	0,36	0,0001	0,012
<b>F 10</b>	0,44	0,36	0,01	0,005
<b>F 51</b>	0,84	-	0,029	-
<b>F 52</b>	0,44	0,14	0,001	0,0001
<b>F 55</b>	0,44	1,57	0,07	0,003
<b>F 56</b>	0,36	0,84	0,002	0,022
<b>F 63</b>	0,14	-	0,024	-
<b>F 64</b>	0,44	0,44	0,012	0,007

**Tabelle 3:** Detektionsschwellen und zugehörige p-Werte der Goldfische in Still- bzw. Fließwasser.

### 3.1.5.2 Detektionsschwellen bei Oscars

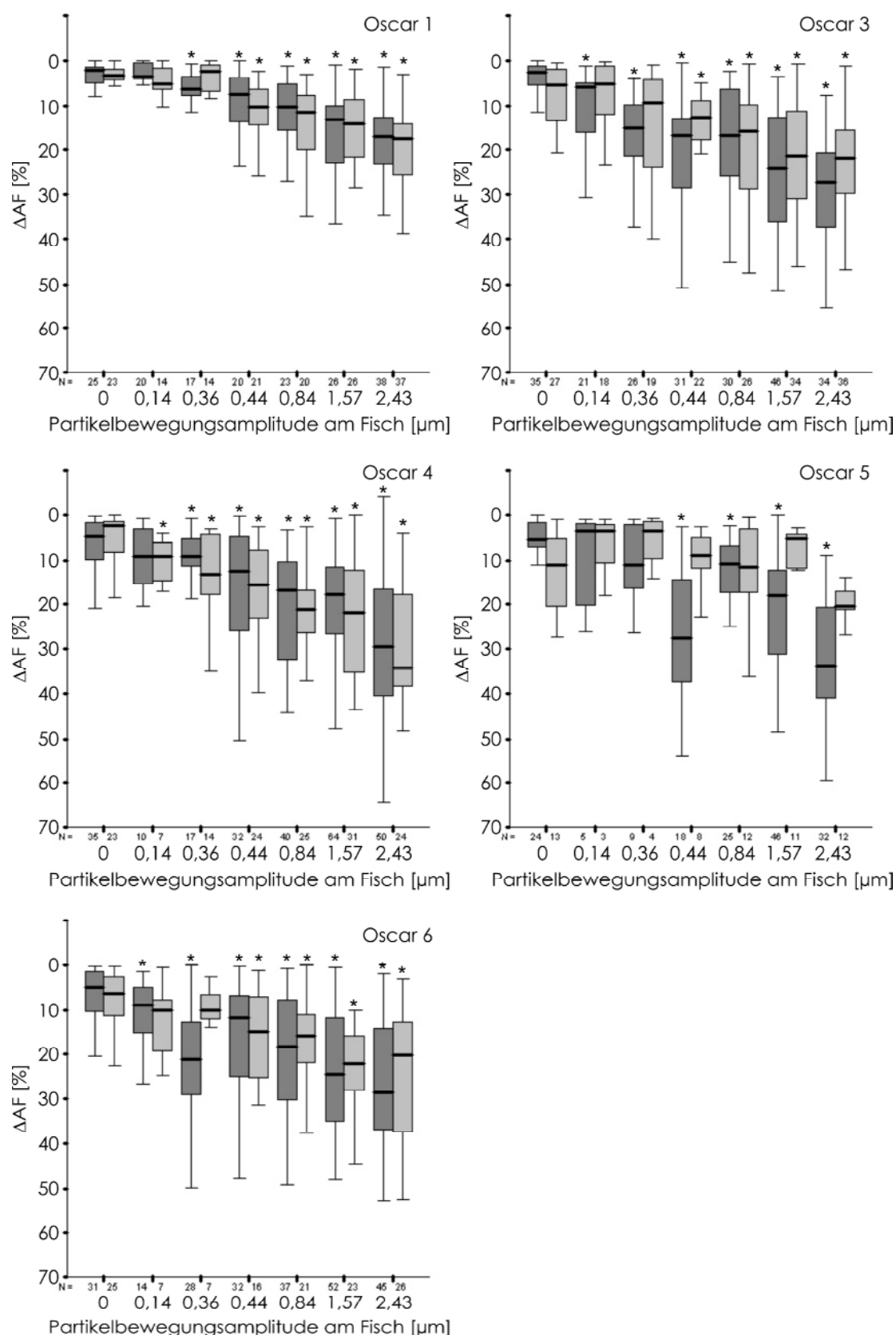
Bei der größten gegebenen Partikelbewegungsamplitude ( $2,4 \mu\text{m}$ ) zeigten die Oscars in Stillwasser im Mittel eine 14 - 27 %ige Änderung ihrer Atemrate. Die größte Änderung der Atemrate zeigte Oscar 5 mit einer mittleren Änderung von 27,5 % (Abb. 3.9).

Wie bei Goldfischen waren auch bei den Oscars die Detektionsschwellen individuell verschieden und lagen bei Partikelbewegungsamplituden von  $0,44$  bis  $0,14 \mu\text{m}$  an der Fischoberfläche. Ein Oscar detektierte den Stimulus bei einer Amplitude von  $0,44 \mu\text{m}$  (Oscar 5), zwei Oscars bei  $0,36 \mu\text{m}$  (Oscar 1, 4), und zwei Oscars (Oscar 3, 6) bei  $0,14 \mu\text{m}$ , der kleinsten getesteten Amplitude (Abb. 3.9, Tabelle 4).

Die in Fließwasser ( $v = 5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) ermittelten Detektionsschwellen lagen wie die in Stillwasser ermittelten Schwellen bei Partikelbewegungsamplituden zwischen  $0,44$  und  $0,14 \mu\text{m}$ . Drei Oscars (Oscar 1, 3 und 6) detektierten den Reiz bei einer Amplitude von  $0,44 \mu\text{m}$ , ein weiterer bei  $0,14 \mu\text{m}$  (Oscar 4). Ein Oscar zeigte bei keiner der verwendeten Partikelbewegungsamplituden in Fließwasser eine signifikante Antwort (Oscar 5, Abb. 3.9).

Der Vergleich der Detektionsschwellen einzelner Versuchstiere in Still- bzw. Fließwasser ergab bei vier Oscars keinen signifikanten Unterschied unter Still- bzw. Fließwasserbedingungen (Mann-Whitney U-Test,  $p > 0,071$ , Abb. 3.9). Ein Oscar antwortete in Fließwasser nicht auf den Dipol. Bei diesem Tier war die Detektionsschwelle im Vergleich zu der in Stillwasser ermittelten Schwelle signifikant erhöht ( $p < 0,002$ , Oscar 5, Abb. 3.9).





**Abbildung 3.9:** Antworten von fünf Oscars auf eine vibrierende Kugel in Still- bzw. Fließwasser ( $5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Die mittlere Änderung der Atemfrequenz ( $\Delta AF$ , siehe Material und Methoden) in Prozent ist als Funktion der Partikelbewegungsamplitude aufgetragen. Dunkelgraue Boxplots: Mediane und Perzentile in Stillwasser, hellgraue Boxplots: Mediane und Perzentile in Fließwasser. 0  $\mu m$ : Blindversuche (blank trial, kein Stimulus präsentiert). \*  $p \leq 0,05$  (Mann-Whitney, U-Test).

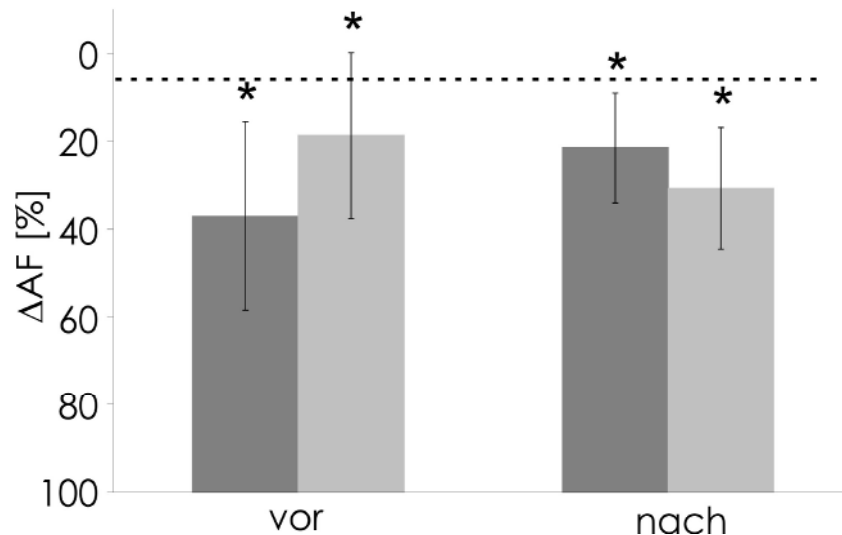
Versuchstier	Detektionsschwellen in $\mu\text{m}$		Mann-Whitney U-Test	
	Stillwasser	Fließwasser	p-Werte Stillwasser	p-Werte Fließwasser
Oscar 1	0,36	0,44	0,018	0,0001
Oscar 3	0,14	0,44	0,001	0,002
Oscar 4	0,36	0,14	0,033	0,033
Oscar 5	0,44	-	0,0001	-
Oscar 6	0,14	0,44	0,035	0,004

**Tabelle 4:** Detektionsschwellen und zugehörige p-Werte von Oscars in Still- bzw. Fließwasser.

### 3.1.6 Kontrollexperimente

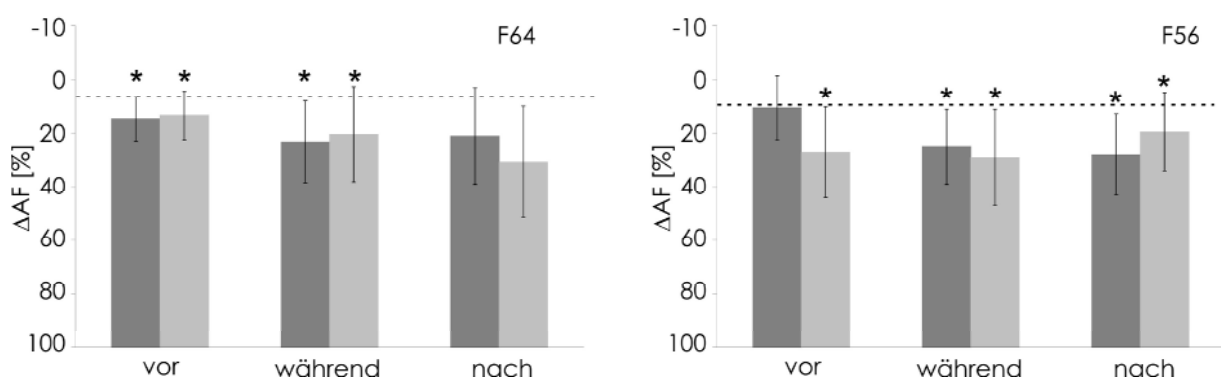
Die mittleren Änderungen der Atemraten während der Blindversuche lagen bei Goldfischen zwischen 2,8 und 10,8 % und bei Oscars zwischen 3,4 und 12,2 %. Bei keinem Versuchstier war die Atemrate während der Blindversuche von der Atemrate vor der fiktiven Reizgabe verschieden (Mann-Whitney, Stillwasser  $p > 0,537$ , Fließwasser  $p > 0,300$ ).

Um die Rolle der Seitenlinie bei der Detektion des Dipols zu bestimmen, wurden zwei Experimente durchgeführt. Im ersten Experiment wurde bei einem Goldfisch das Seitenliniensystem mit Kobaltchlorid reversibel blockiert. Dazu wurde der Fisch nach Karlsen and Sand (1987) mit einer Kobaltchloridlösung ( $0,1 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  freies Wasser) behandelt. Vor der Behandlung zeigte das Tier eine signifikante Antwort auf den Dipol (100 Hz, Partikelbewegungsamplitude:  $0,44 \mu\text{m}$ ) in Still- und in Fließwasser ( $p = 0,0001$  bzw.  $0,004$ ). Nach 24 Stunden in einer  $\text{Ca}^{2+}$  freien  $\text{CoCl}_2$  - Lösung antwortete er noch immer auf die präsentierten Stimuli ( $p = 0,0001$  bzw.  $0,0001$ , Abb. 3.10).

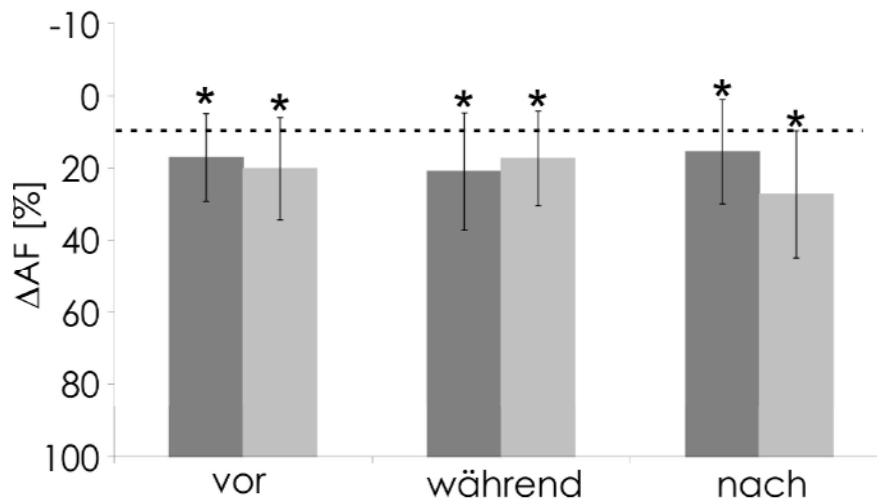


**Abbildung 3.10:** Antworten eines Goldfisches auf eine vibrierende Kugel (100 Hz, Partikelbewegungsamplitude:  $0,44 \mu\text{m}$ ) in Still- bzw. Fließwasser ( $5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Die mittlere Änderung der Atemfrequenz ( $\Delta\text{AF}$ , siehe Material und Methoden) ist in Prozent vor und nach der Kobaltchloridgabe aufgetragen. Dunkelgraue Balken: Änderungen der Atemrate in Stillwasser, hellgraue Balken: Änderungen der Atemrate in Fließwasser. Gestrichelte Linie: Mittlere Änderung der Atemrate während der Blindversuche (blank trials, kein Stimulus präsentiert), \* statistisch signifikante Änderungen (Mann-Whitney, U-Test  $p \leq 0,05$ ).

Um die Rolle des Kanalsystems bei der Reizdetektion zu untersuchen, wurden in einem zweiten Ansatz zwei Goldfische und ein Oscar mit 0,002 % Gentamycin behandelt (Song et al. 1995). Alle Tiere antworteten vor, während und nach der Behandlung sowohl in Still- als auch in Fließwasser auf den Dipolreiz (100 Hz, Partikelbewegungsamplitude:  $0,44 \mu\text{m}$ ). Signifikante Unterschiede zwischen den Antworten vor und nach der Behandlung mit Gentamycin traten nicht auf (Mann-Whitney U-Test,  $p = 0,677$  bzw.  $0,120$ , Abb. 3.11 und 3.12).



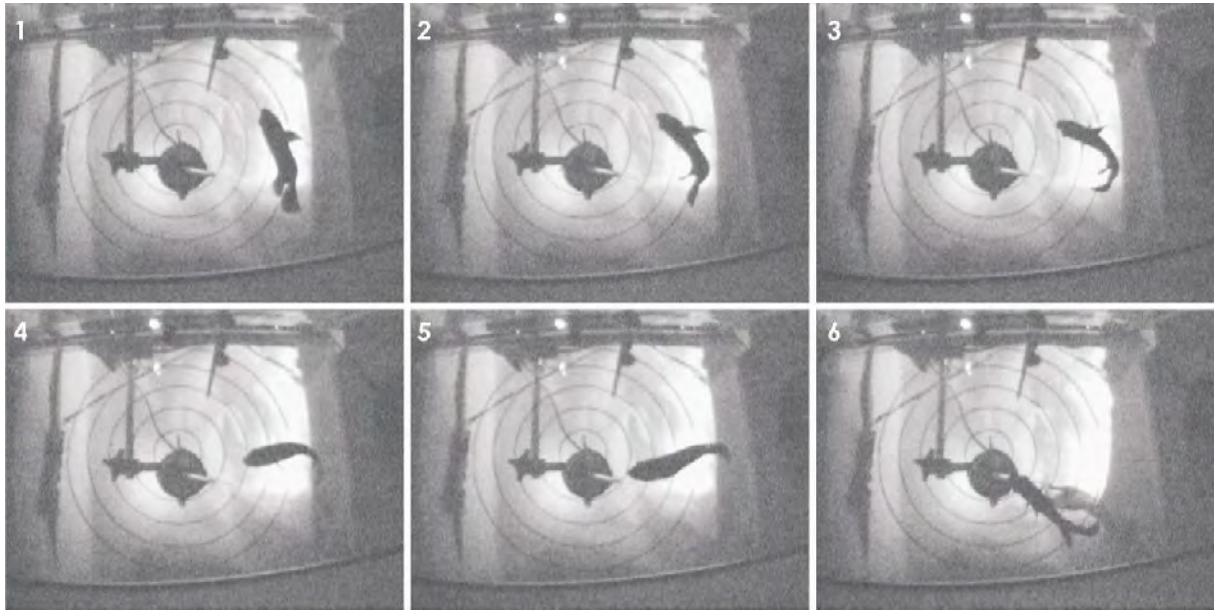
**Abbildung 3.11:** Antworten zweier Goldfische auf eine vibrierende Kugel (100 Hz, Partikelbewegungsamplitude:  $0,44 \mu\text{m}$ ) in Still- bzw. Fließwasser ( $5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Die mittlere Änderung der Atemfrequenz ( $\Delta\text{AF}$ , siehe Material und Methoden) in Prozent ist vor, während und nach der Behandlung mit Gentamycin aufgetragen. Dunkelgraue Balken: Änderungen der Atemrate in Stillwasser, hellgraue Balken: Änderungen der Atemrate in Fließwasser. Gestrichelte Linie: Mittlere Änderung der Atemrate während der Blindversuche (blank trials, kein Stimulus präsentiert) \* statistisch signifikante Änderungen (Mann-Whitney, U-Test  $p \leq 0,05$ ).



**Abbildung 3.12:** Antworten eines Oscars auf eine vibrierende Kugel (100 Hz, Partikelbewegungsamplitude: 0,44  $\mu\text{m}$ ) in Still- bzw. Fließwasser (5  $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Die mittlere Änderung der Atemfrequenz ( $\Delta\text{AF}$ , siehe Material und Methoden) in Prozent ist vor, während und nach der Behandlung mit Gentamycin aufgetragen. Dunkelgraue Balken: Änderungen der Atemrate in Stillwasser, hellgraue Balken: Änderungen der Atemrate in Fließwasser. Gestrichelte Linie: Mittlere Änderung der Atemrate während der Blindversuche (blank trials, kein Stimulus präsentiert) \* statistisch signifikante Änderungen (Mann-Whitney, U-Test  $p \leq 0,05$ ).

### 3.2 Detektionsschwellen in Stillwasser ermittelt anhand konditionierter Schwimmreaktionen

In einem zweiten Versuchsansatz wurden sechs Oscars mittels Futterbelohnung darauf konditioniert sich einer stationären vibrierenden Kugel (100 Hz, 125  $\mu\text{m}$  Auslenkungsamplitude, 3 s Vibrationsdauer) anzunähern. Die Kriterien für eine positiv gewertete Reaktion waren (i) eine Drehung des Fisches aus seiner Position bei Reizbeginn um mindestens 30° in Richtung der Kugel, (ii) am Ende des Reizes ein maximaler Abstand von fünf Zentimetern zwischen Kugel und Fischeschnauze, sowie (iii) ebenfalls am Ende des Reizes eine Orientierung der Fischlängsachse auf die Kugel zu. Abbildung 3.13 zeigt exemplarisch eine Reaktion von Oscar 2 auf die vibrierende Kugel. Sobald der Oscar die Vibration der Kugel detektiert hatte, drehte er sich in Richtung der Reizquelle und näherte sich dieser an. Dort verharnte er bis zum Ende der Reizpräsentation um eine Futterbelohnung zu erhalten. Nachdem die Tiere diese Aufgabe gelernt hatten und an wenigstens drei aufeinander folgenden Tagen die vibrierende Kugel in mindestens 75 % der Fälle detektierten, wurde damit begonnen die Detektionsschwellen von allen sechs Versuchstieren in Stillwasser zu ermitteln.



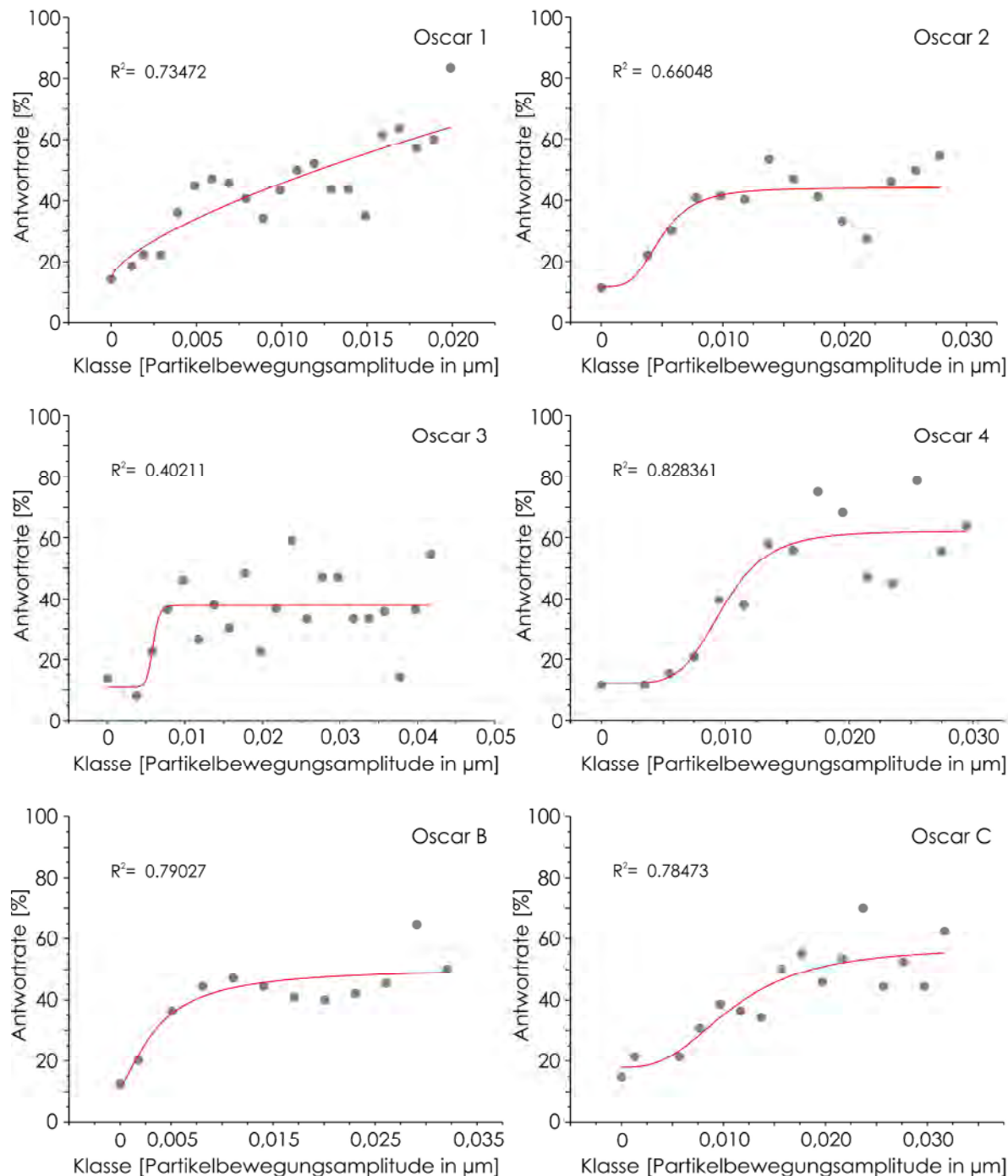
**Abbildung 3.13:** Beispiel für eine positive Reaktion von Oscar 2 bei Präsentation eines 100 Hz Reizes. 1-6 Einzelbilder aus einer Videosequenz, die zeigen, dass sich der Fisch nach Reizbeginn (symbolisiert durch hellen Punkt am oberen Bildrand) in Richtung Reizquelle dreht und auf die Reizquelle zu schwimmt. Der Abstand zwischen den Einzelbildern beträgt 36 ms.

Alle Oscars reagierten positiv auf die vibrierende Kugel mit einer Antworthäufigkeit von 40 % und größer sofern die von der Kugel erzeugte Partikelbewegungsamplitude am Fisch (siehe Material und Methoden) größer als circa  $0,01 \mu\text{m}$  war. Mit abnehmender Partikelbewegungsamplitude nahm die Antworthäufigkeit ab und erreichte schließlich Werte, die mit den in den Blindversuchen (kein Stimulus präsentiert) ermittelten Werten für zufällige Hinwendebebewegungen (im Mittel 13,2 %) vergleichbar waren (Abb. 3.14).

Da die Partikelbewegungsamplitude am Fisch nicht nur von der Vibrationsamplitude der Kugel, sondern auch von der Orientierung und vom Abstand des Fisches zur Reizquelle abhing, war sie von einem Versuchsdurchgang zum nächsten unterschiedlich. Zur Ermittlung von Detektionsschwellen wurden deshalb für jeden Fisch zunächst die ermittelten Partikelbewegungsamplituden in Klassen eingeteilt und die Antwortraten in Abhängigkeit von diesen Klassen aufgetragen. Dabei wurde die Klassenbreite an die Ergebnisse eines jeden Versuchstieres angepasst, war aber für jedes einzelne Versuchstier konstant.

Abbildung 3.14 zeigt die entsprechenden psychometrischen Funktionen der sechs untersuchten Oscars. Zur Bestimmung der Detektionsschwellen wurde eine logistische Regression an die Daten angepasst. Als Detektionsschwelle wurde die Amplitudenklasse gewählt, bei der die Antwortrate eines Versuchstieres, gemessen anhand der logistischen Regression, doppelt so groß war wie der Wert für die zufälligen Hinwendebebewegungen in den Blindversuchen. Mit dieser Methode wurden Detektionsschwellen bestimmt, die zwischen  $0,0021$  und  $0,103 \mu\text{m}$  lagen (Abb. 3.14, Tabelle 5). Gemittelt über alle Versuchstiere

detektierten die Oscars den 100 Hz Stimulus bei einer Partikelbewegungsamplitude von 0,0056  $\mu\text{m}$  und größer.



**Abbildung 3.14:** Detektionsschwellen von sechs Oscars in Stillwasser. Aufgetragen ist die prozentuale Antwortrate in Abhängigkeit von der jeweiligen Amplitudenklasse der Partikelbewegungsamplitude am Fisch. Stimulus: 100 Hz, 3 s Dauer. Rote Linie: logistische Regression (Datenblatt zur Regression siehe Anhang A4). 0  $\mu\text{m}$ : Blindversuche (kein Stimulus präsentiert).

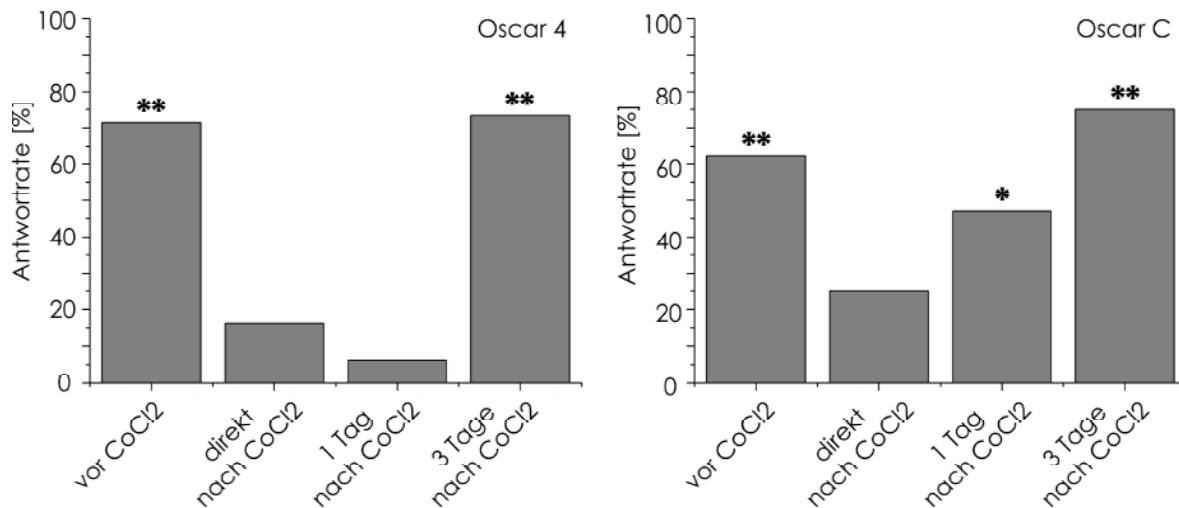
Zur Prüfung der mit Hilfe der Regressionsgleichung berechneten Schwellen wurde zusätzlich die Anzahl der Hinwendebewegungen während der Blindversuche mit der Anzahl der Hinwendebewegungen innerhalb der verschiedenen Partikelbewegungsklassen verglichen ( $\chi^2$ -Test,  $p \leq 0,05$ ). Als Schwelle wurde hier die Klasse mit den niedrigsten Partikelbewegungsamplituden gewählt, bei der die Häufigkeit der Hinwendebewegungen sich noch von der Häufigkeit derer in den Blindversuchen unterschied. Die so ermittelten Detektionsschwellen wiesen Werte zwischen 0,0038 und 0,0095  $\mu\text{m}$  auf (Tabelle 5). Gemittelt über alle Versuchstiere lag die Detektionsschwelle bei 0,0063  $\mu\text{m}$ . Diese Werte stehen in guter Übereinstimmung mit den Schwellenwerten, die mit Hilfe der logistischen Regression ermittelt wurden.

Versuchstier	Detektionsschwelle [ $\mu\text{m}$ ] Logistische Regression (Formel siehe Anhang)	Detektionsschwelle [ $\mu\text{m}$ ] $\chi^2$ -Test	Zufällige Hinwendebewegungen in Blindversuchen [%]
Oscar 1	0,0033	0,0039	14,2
Oscar 2	0,0043	0,0038	11,4
Oscar 3	0,0057	0,0077	13,8
Oscar 4	0,0079	0,0095	11,6
Oscar B	0,0021	0,0051	12,5
Oscar C	0,0103	0,0077	14,7
<b>Mittelwert</b>	<b>0,0056</b>	<b>0,0063</b>	<b>13,2</b>

**Tabelle 5:** Detektionsschwellen von Oscars für einen 100 Hz Stimulus und zufällige Hinwende-  
bewegungen in Blindversuchen.

### 3.2.1 Kontrollexperimente

Um die Rolle der Seitenlinie an der Reizdetektion zu untersuchen, wurden Oscar 4 und Oscar C mit Kobaltchlorid (0,1 mmol für 24 Stunden) behandelt. Bei beiden Oscars war die Detektionsfähigkeit nach der Behandlung mit Kobaltchlorid beeinträchtigt (Abb. 3.15).



**Abbildung 3.15:** Antwortrate von Oscar 4 und Oscar C am Tag vor der Behandlung, direkt nach der Behandlung, sowie einen Tag und drei Tage nach der Behandlung mit CoCl<sub>2</sub>.

Oscar 4 antwortete am Tag vor der Behandlung mit Kobaltchlorid auf einen Stimulus (100 Hz, 125 µm Auslenkungsamplitude) in 71 % der Reizpräsentationen mit einer Hinwendebewegung. Direkt im Anschluss an die Behandlung war die Antwortrate auf 16,3 % abgesunken. Einen Tag später betrug die Antwortrate 6,25 %. Drei Tage nach der Behandlung antwortete der Oscar wieder mit einer Rate von 73,3 %.

Oscar C wurde in derselben Art mit Kobaltchlorid behandelt. Seine Detektionsrate lag vor der Behandlung bei 62,2 % und wies direkt im Anschluss an die Behandlung 25 % auf. Einen Tag später reagierte Oscar C zu 47 % und drei Tage nach der Behandlung erreichte die Antwortrate einen Wert von 75 %.

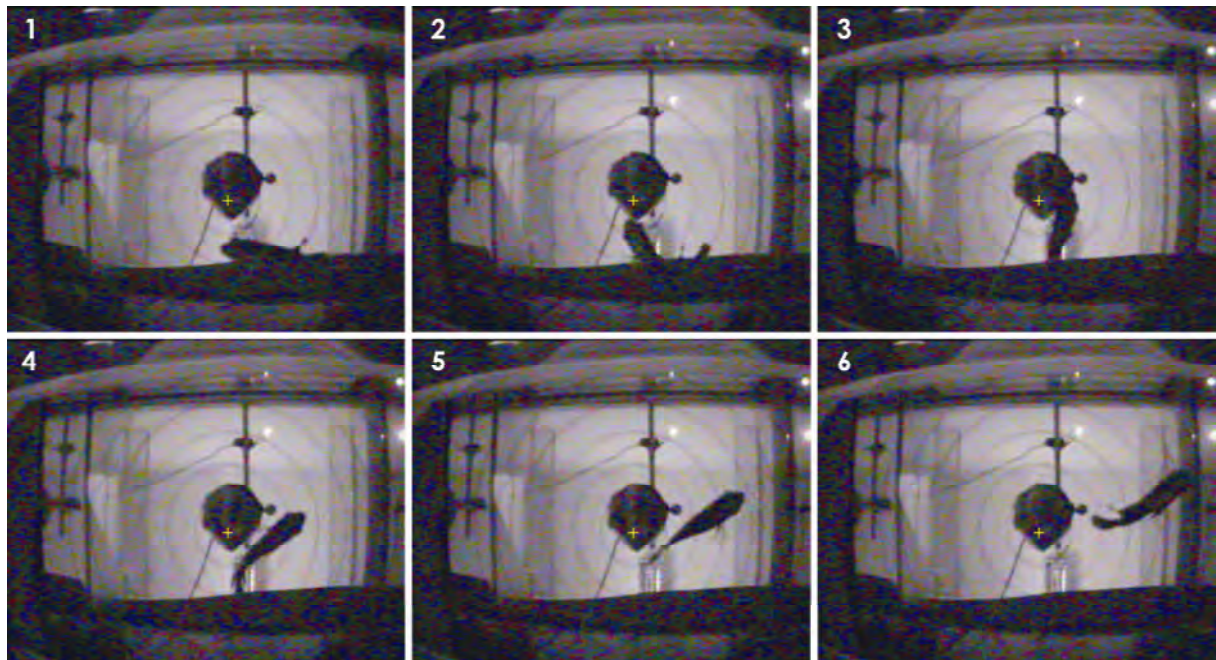
Um den Allgemeinzustand der Fische zu überprüfen, wurde vor und nach jedem Versuch getestet, ob sie Futter annahmen. Da dies der Fall war, wurde davon ausgegangen, dass beide Fische die Behandlung gesundheitlich unbeschadet überstanden hatten und die verminderte Detektionsrate nicht auf eine generelle Beeinträchtigung der Tiere zurückzuführen war.



### 3.3 Frequenzdiskriminierung in Stillwasser und turbulent verwirbeltem Wasser ermittelt anhand konditionierter Schwimmreaktionen

#### 3.3.1 Frequenzdiskriminierung in Stillwasser

Nachdem die Detektionsschwellen von Oscars ermittelt worden waren, wurden fünf naive Tiere in einem Go-NoGo-Experiment darauf trainiert Dipolreize mit verschiedenen Frequenzen zu diskriminieren. Die Schwingungsamplitude der vibrierenden Kugel wurde in diesen Experimenten so gewählt, dass die Oscars an jeder Position im Versuchsbecken überschwellig gereizt wurden. Sie betrug beim Standardreiz (100 Hz, S<sup>+</sup>)  $125 \mu\text{m}$  peak-to-peak; dies entspricht einer Geschwindigkeitsamplitude von  $78 \cdot 10^{-3} \mu\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ . Reize anderer Frequenzen (S<sup>-</sup>) wurden mit derselben Geschwindigkeitsamplitude präsentiert (siehe Material und Methoden). Um eine Detektion anhand der Beschleunigungsamplitude ausschließen zu können, wurden zusätzlich einige wenige Reize mit derselben Beschleunigungsamplitude (circa  $118 \cdot 10^{-3} \mu\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ ) des Standardreizes eingestreut. Die Aufgabe der Tiere war es, auf den S<sup>+</sup> Reiz mit einer Hinwendebewegung (siehe Kapitel 2.2.4) zu reagieren, wofür sie mit Futter belohnt wurden, und auf den S<sup>-</sup> Reiz nicht zu reagieren (Abb. 3.16).

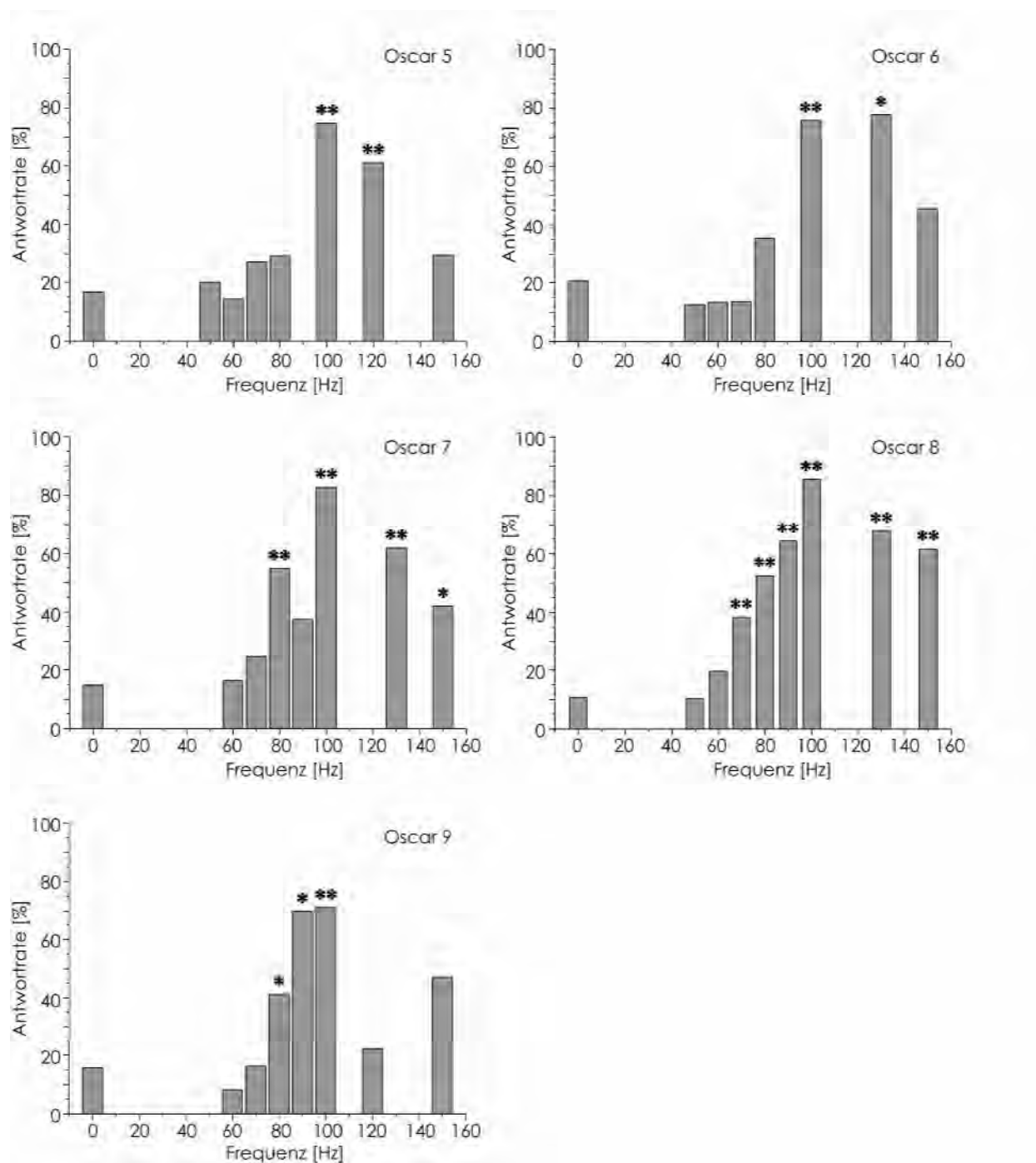


**Abbildung 3.16:** Beispiel für die Vermeidung eines S<sup>-</sup> Reizes (60 Hz) durch Oscar 6. **1-6**, Einzelbilder aus einer Videosequenz, die zeigen, dass der Fisch sich nach Reizbeginn (heller Punkt am oberen Bildrand) in Richtung Reizquelle bewegt (Bild 2-3), dann aber nicht vor ihr verharret, sondern an der Reizquelle vorbei schwimmt (Bild 4-5) und nach 2900 ms den Beckenrand erreicht (Bild 6). Der Abstand zwischen den Einzelbildern beträgt 36 ms.

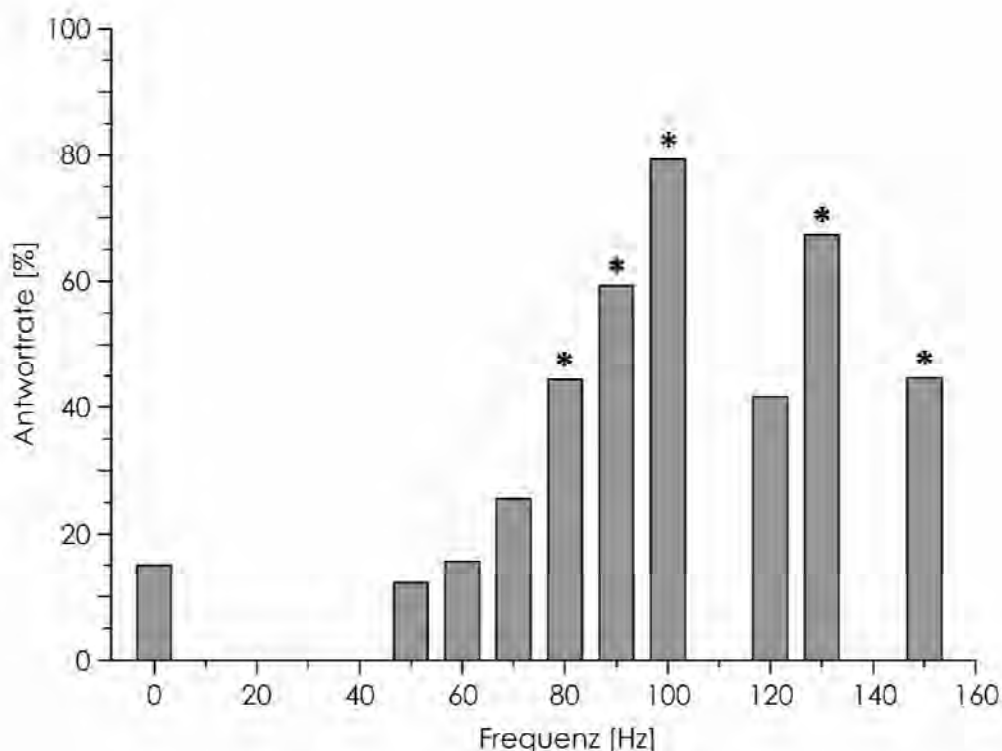
Alle fünf Versuchstiere lernten diese Aufgabe und antworteten in Stillwasser auf den Standardreiz von 100 Hz ( $S^+$ ) mit einer mittleren Rate korrekter Reaktionen, die zwischen 71 und 85 % lag (Mittelwert: 78 %). Auf niedrigere Reizfrequenzen reagierten die Oscars weniger häufig bzw. vermieden sie. Die mittlere Rate in den Blindversuchen (0 Hz in Abb. 3.17 und Abb. 3.18), d.h. die prozentuale Häufigkeit zufälliger Hinwendebewegungen ohne Reizgabe lag zwischen 10 und 20 % (Mittelwert: 15,08 %, Abb. 3.17).

Um zu prüfen, welche Frequenzen Oscars von dem 100 Hz Reiz unterscheiden konnten, wurden für jede Frequenz die Antworthäufigkeiten mit den Häufigkeiten in den Blindversuchen verglichen (binär logistische Regression,  $p \leq 0,05$ ). Diese Analyse ergab, dass der Anteil korrekter Reaktionen auf den Standardreiz von 100 Hz ( $S^+$ ) bei allen Fischen signifikant größer war als der Anteil zufälliger Hinwendebewegungen in den Blindversuchen. Der Anteil korrekter Reaktionen auf 50 und 60 Hz Reize war dagegen bei allen Fischen nicht vom Anteil zufälliger Hinwendebewegungen in den Blindversuchen verschieden ( $p$ -Werte, Tabellen A.5, Anhang). Das bedeutet, dass alle Versuchstiere einen 50 Hz Reiz und einen 60 Hz Reiz von einem 100 Hz Reiz unterscheiden konnten.

Bei allen anderen Reizfrequenzen waren die Ergebnisse individuell unterschiedlich. Zwei Oscars (Oscar 5 und 6) konnten 80 Hz und 150 Hz von 100 Hz unterscheiden, nicht jedoch 120 Hz von 100 Hz (Abb. 3.17 oben). Zwei weitere Oscars (Oscar 7 und 8) konnten 60 Hz von 100 Hz unterscheiden, höhere Frequenzen jedoch nicht (Abb. 3.17, Mitte). Ein Oscar (Oscar 9) konnte 70 Hz und 120 Hz von 100 Hz, nicht jedoch 80 Hz und 90 Hz von 100 Hz unterscheiden (Abb. 3.17, unten).



**Abbildung 3.17:** Frequenzdiskriminierung von Oscars in Stillwasser. Die prozentualen Antwortraten sind als Funktion der Frequenz des Dipolreizes aufgetragen. \*  $p \leq 0,05$ , \*\*  $p \leq 0,01$  (Erklärung siehe Text). 0 Hz = Blindversuche (kein Stimulus präsentiert).



**Abbildung 3.18:** Frequenzdiskriminierung von Oscars in Stillwasser. Dargestellt sind die prozentualen Antwortraten gemittelt über alle Versuchstiere ( $n = 5$ ) als Funktion der Frequenz des Dipolreizes. \*  $p \leq 0,05$  ( $\chi^2$  - Test). 0 Hz = Blindversuche (kein Stimulus präsentiert). Beachte: bei 120 Hz wurden nur zwei Tiere und bei 130 Hz drei Tiere getestet.

Abbildung 3.18 zeigt die prozentualen Antworten gemittelt über alle Versuchstiere. Diese Auswertung zeigt, dass die Tiere in der Lage waren eine Reizfrequenz von 50, 60, 70 und 120 Hz von der 100 Hz Standardfrequenz zu unterscheiden. Alle anderen getesteten Frequenzen konnten nicht unterschieden werden.

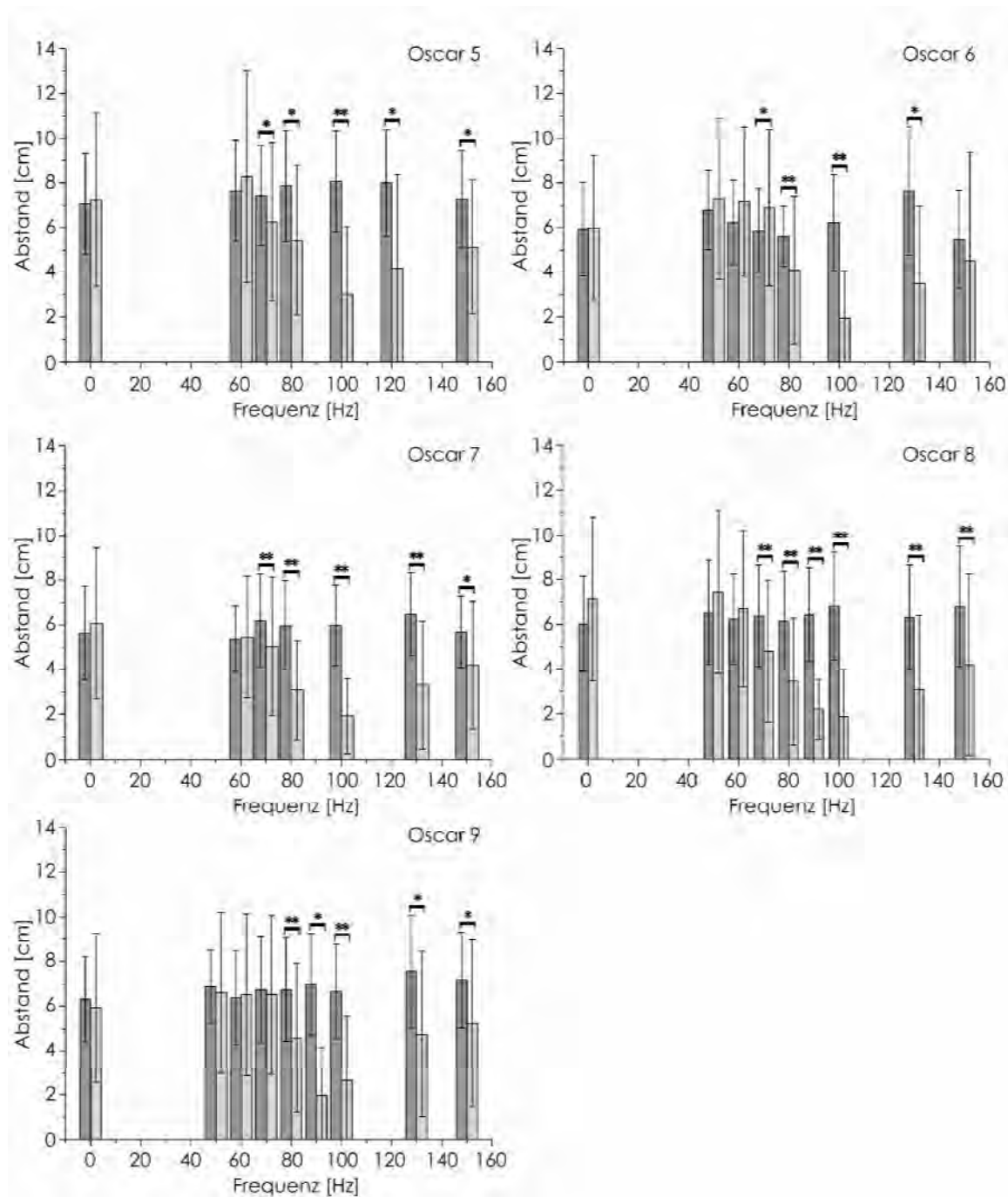
Die Ergebnisse der Präsentation von Reizen, deren Beschleunigungsamplitude der des Standardreizes entsprach, zeigten, dass die Oscars einen 70 Hz Stimulus weiterhin von einem 100 Hz Stimulus unterschieden (Tabelle 6).

Versuchstier	70 Hz (positive Reaktionen/Anzahl Reizpräsentationen)	80 Hz (positive Reaktionen/Anzahl Reizpräsentationen)
Oscar 5	2/5	2/3
Oscar 6	1/8	4/8
Oscar 7	1/8	2/6
Oscar 8	1/9	4/8
Oscar 9	3/8	1/4

**Tabelle 6:** Häufigkeiten positiver Reaktionen der Oscars auf Reize die mit derselben Beschleunigungsamplitude (circa  $118 \cdot 10^{-3} \mu\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ ) präsentiert wurden.

Zusätzlich zur Reaktionshäufigkeit wurde post-hoc anhand der Videoaufzeichnungen der Abstand eines Fisches zur Kugel (gemessen zwischen dem äußeren Rand des Fischkopfes und dem Kugelrand) jeweils zu Beginn und Ende eines Reizes ermittelt. Diese Daten sollten Hinweise darauf geben, ob die Fische auf verschiedene Reizfrequenzen in unterschiedlicher Weise reagierten.

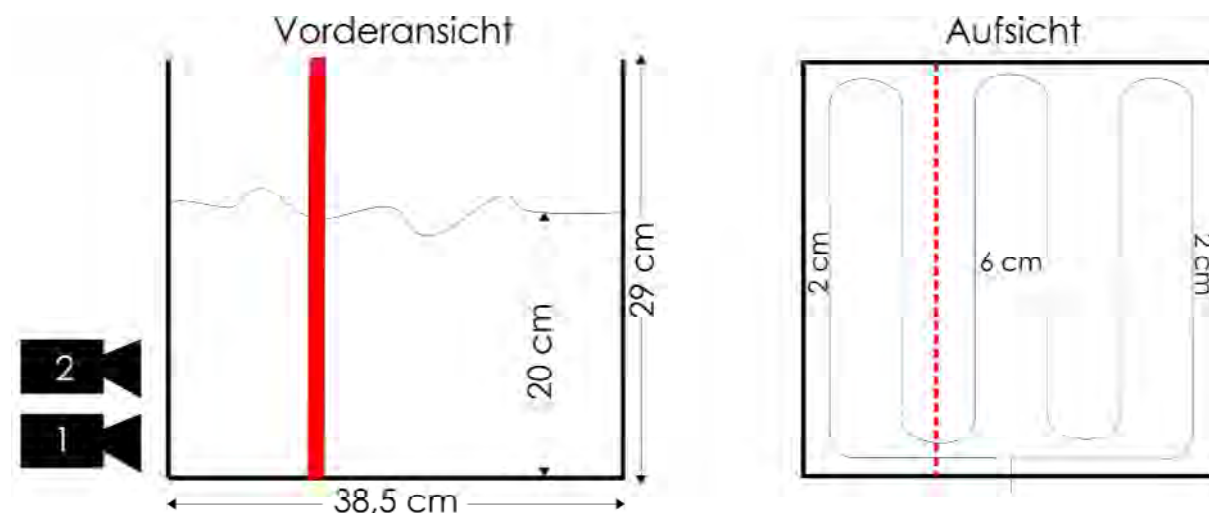
Bei allen Oscars betrug der mittlere Abstand zwischen Tier und Reizquelle zu Beginn eines Reizes circa 6 – 7 cm und war für alle Reizfrequenzen vergleichbar (dunkelgraue Balken in Abb. 3.19). Bei einer Reizfrequenz von 100 Hz waren die am Reizende gemessenen Abstände (hellgraue Balken in Abb. 3.19) zwischen Tier und Dipol signifikant kleiner als die zu Reizbeginn gemessenen Abstände (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,0001$ ). Dies bedeutet, dass die Tiere sich während des Reizes der Reizquelle genähert hatten. Auch bei allen höheren Reizfrequenzen waren die Tiere am Ende des Reizes näher an der Reizquelle als zu Beginn des Reizes (Ausnahme: Oscar 6, 150 Hz). Bei Reizfrequenzen unterhalb von 100 Hz waren die Tiere nur bis zu einer Frequenz von 70 Hz am Ende des Reizes näher an der Reizquelle als zu Beginn des Reizes (Ausnahmen: Oscar 6, bei 70 Hz größerer Abstand am Reizende als zu Reizbeginn). Bei noch niedrigeren Reizfrequenzen waren die Abstände zwischen Tier und Reizquelle zu Reizende vergleichbar mit den Abständen zu Reizbeginn.



**Abbildung 3.19:** Mittlere Abstände zwischen Fischkopf und Dipol zu Reizbeginn (dunkelgraue Balken) und Reizende (hellgraue Balken) für fünf Oscars in Stillwasser als Funktion der Reizfrequenz. \*  $p \leq 0,05$ , \*\*  $p \leq 0,01$ . 0 Hz = Blindversuche (kein Stimulus präsentiert).

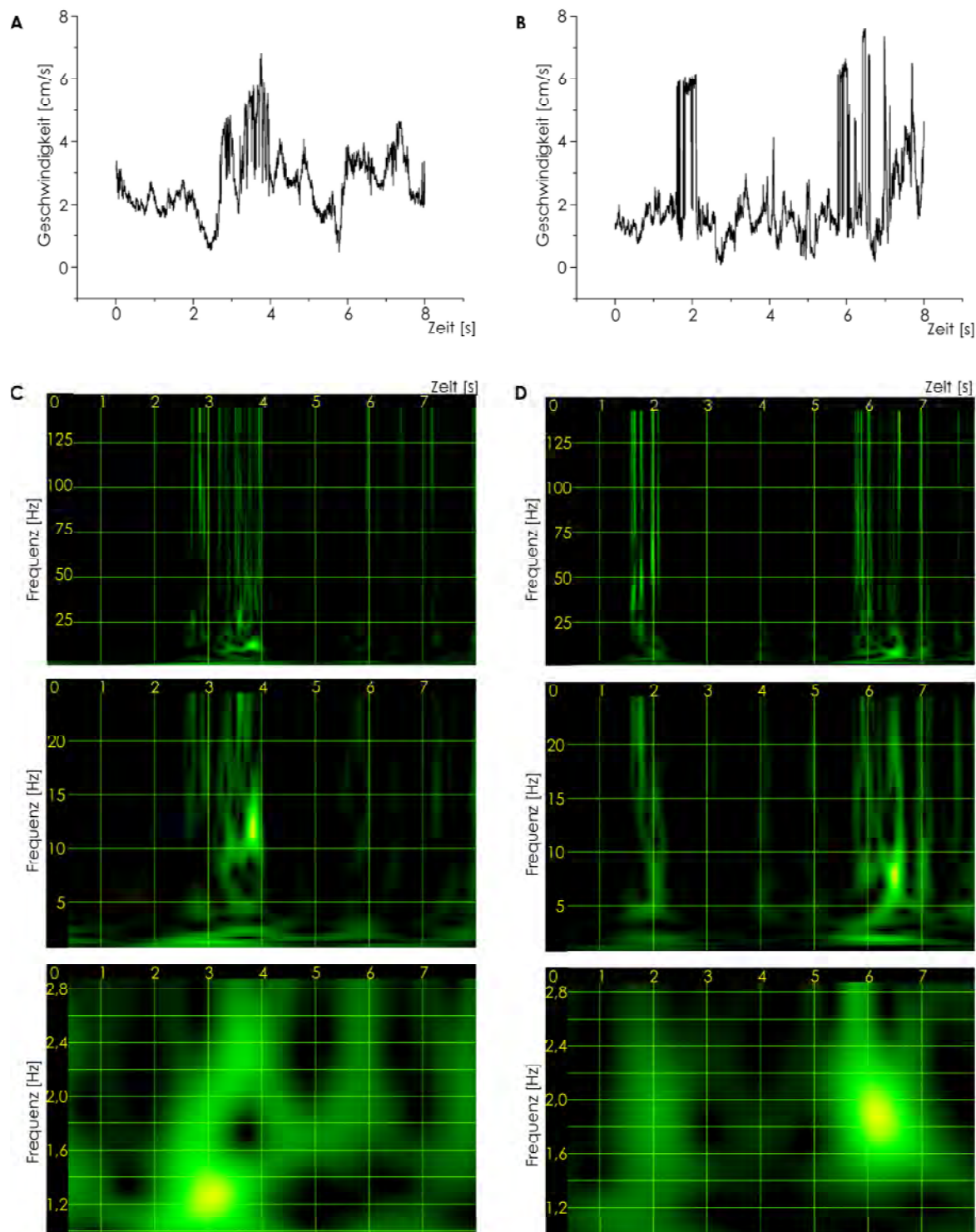
### 3.3.2 Charakterisierung turbulenter Wasserbewegungen

Die Fähigkeit der Oscars zur Frequenzdiskriminierung wurde auch unter turbulenten Wasserbedingungen untersucht. Um die in den Versuchsbecken erzeugten turbulenten Wasserbewegungen zu charakterisieren, wurden sie mit Hilfe der Particle Image Velocimetrie (PIV) Methode aufgezeichnet und ausgewertet (Abb. 3.20).



**Abbildung 3.20:** Schema des Versuchsaufbaus während der Particle Image Velocimetrie. Die rote Linie bezeichnet die Position der Laserschicht. Die Kamerasymbole geben die Positionen der Kamera an, die 3 cm (1) oder 7,2 cm (2) über dem Beckenboden positioniert war.

Zur Bestimmung der mittleren Wassergeschwindigkeit wurden in einem Bildausschnitt von 64 x 64 Pixel über eine Dauer von acht Sekunden (2000 Bilder) Geschwindigkeitsvektoren gemittelt. Die Ergebnisse zeigen, dass die Wasserbewegungen wenige Sekunden nach dem Einschalten des Wasserstroms durch die Schläuche zunehmend turbulenter wurden (Abb. 3.21 A, B). Dabei traten in der Zeit zwischen 1,5 und 4 Sekunden hauptsächlich niederfrequente Ereignisse auf (Abb. 3.21 C, D).



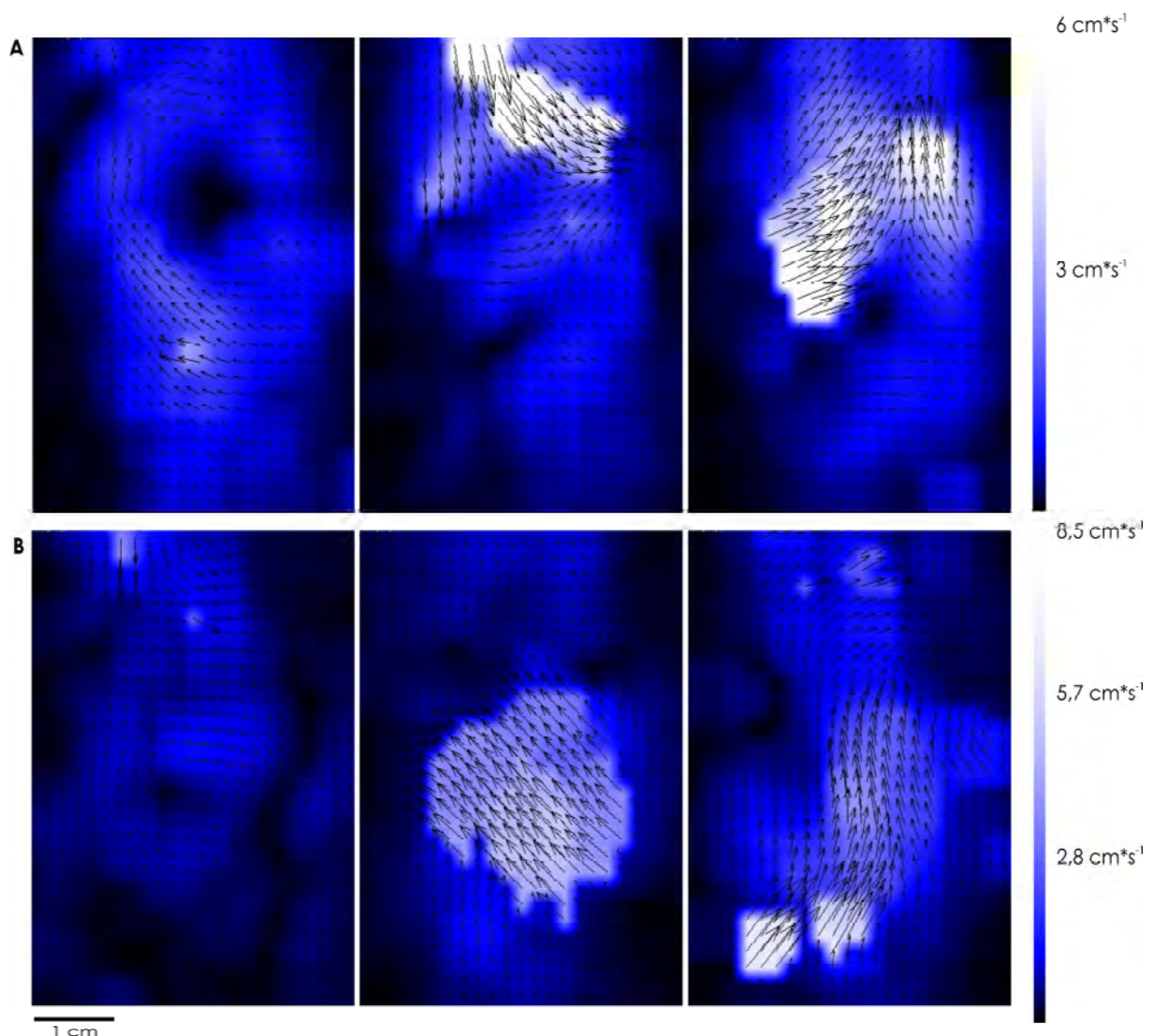
**Abbildung 3.21:** Particle Image Velocimetrie turbulenter Wasserbewegungen in den Versuchsbecken. **A** Wassergeschwindigkeit als Funktion der Zeit für Kameraposition 1. **B** Wassergeschwindigkeit als Funktion der Zeit für Kameraposition 2. **C** Frequenz-Zeit-Verlauf für Kameraposition 1, **D** Frequenz-Zeit-Verlauf für Kameraposition 2. Oben: Frequenzbereich 0 - 150 Hz, Mitte: Frequenzbereich 0 - 25 Hz, Unten: Frequenzbereich 0 - 2,8 Hz.

An Kameraposition 1 (3 cm über dem Beckenboden) nahm die Wassergeschwindigkeit circa drei Sekunden nach Beginn der Turbulenzen zu (Abb. 3.21 A) und es traten in der Zeit zwischen 1,5 und 4 Sekunden Frequenzen zwischen 10 und 15 Hz und zwischen 1,2 und 1,4 Hz



auf (Abb. 3.21 C). An Kameraposition 2 (7,2 cm über dem Beckenboden) nahm die Wassergeschwindigkeit circa 1,5 Sekunden nach Beginn der Turbulenzen auf Werte von  $6 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  zu und fiel anschließend wieder auf Werte zwischen 2 und  $4 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ . Nach circa 5,5 Sekunden erreichte die Wassergeschwindigkeit Werte von bis zu  $8 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  (Abb. 3.21 B). Auch an dieser Position im Becken traten hauptsächlich niederfrequente Ereignisse auf, die zwischen 5 und 10 Hz sowie 1,6 und 2,4 Hz (Abb. 3.21 D) lagen.

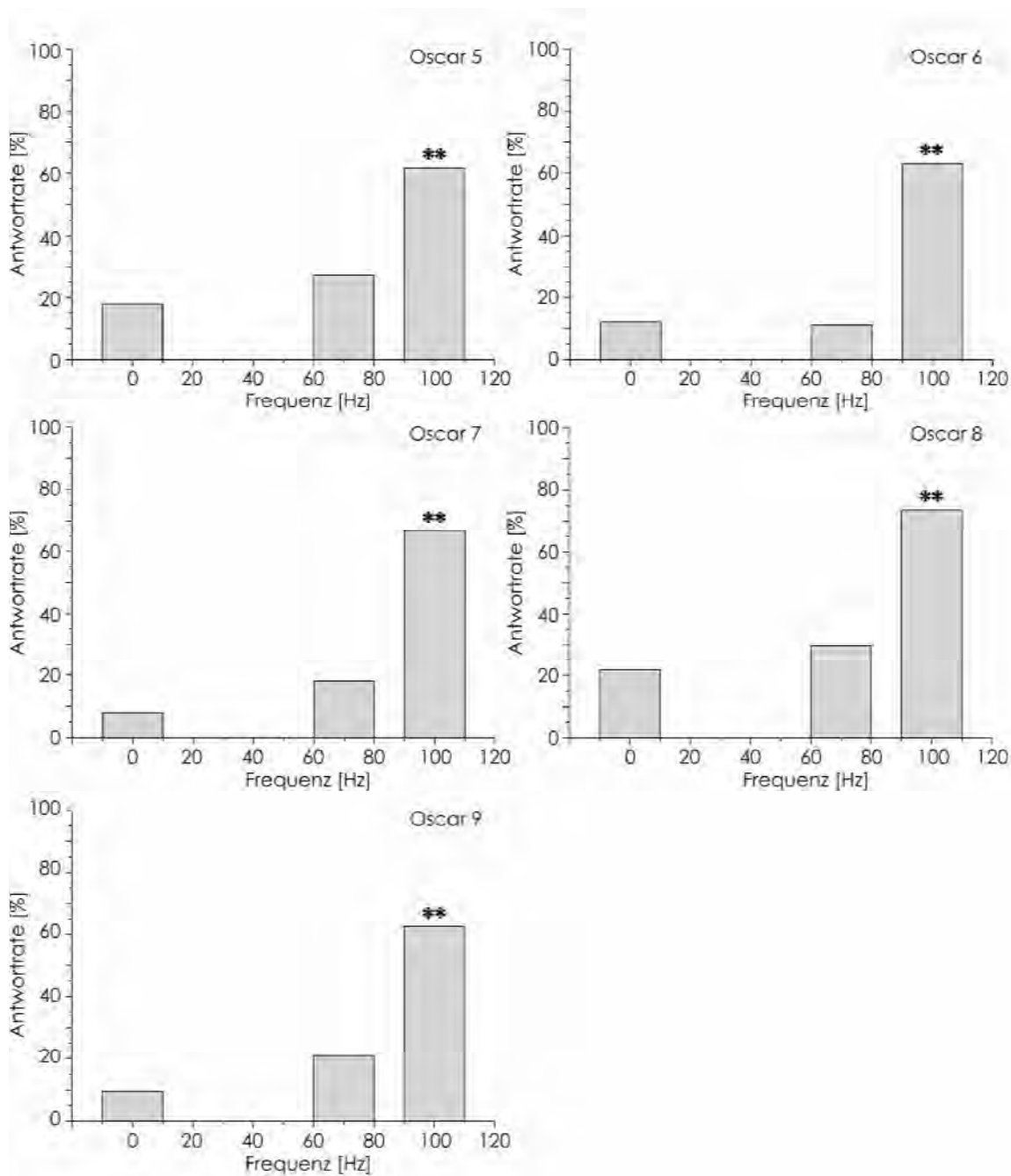
Abbildung 3.22 zeigt exemplarisch die Vektorplots der generierten Wasserbewegungen in ausgewählten Bildern für beide Kamerapositionen (Abb. 3.20). Die unterschiedliche Länge und Ausrichtung der Vektoren zeigt, dass sowohl die Geschwindigkeit als auch die Richtung der Wasserbewegungen im Becken uneinheitlich waren.



**Abbildung 3.22:** Vektorplots der turbulenten Wasserbewegungen im Becken. **A** Kameraposition 1, von links nach rechts Bild 275, 479, 911. **B** Kameraposition 2, von links nach rechts Bild 1, 471, 911. Farben im Hintergrund kodieren die Wassergeschwindigkeit. Vektoren wurden berechnet aus zwei aufeinander folgenden Bildern. Die Bildrate der Aufnahmen betrug 250 Hz.

### 3.3.3 Frequenzdiskriminierung in turbulentem Wasser

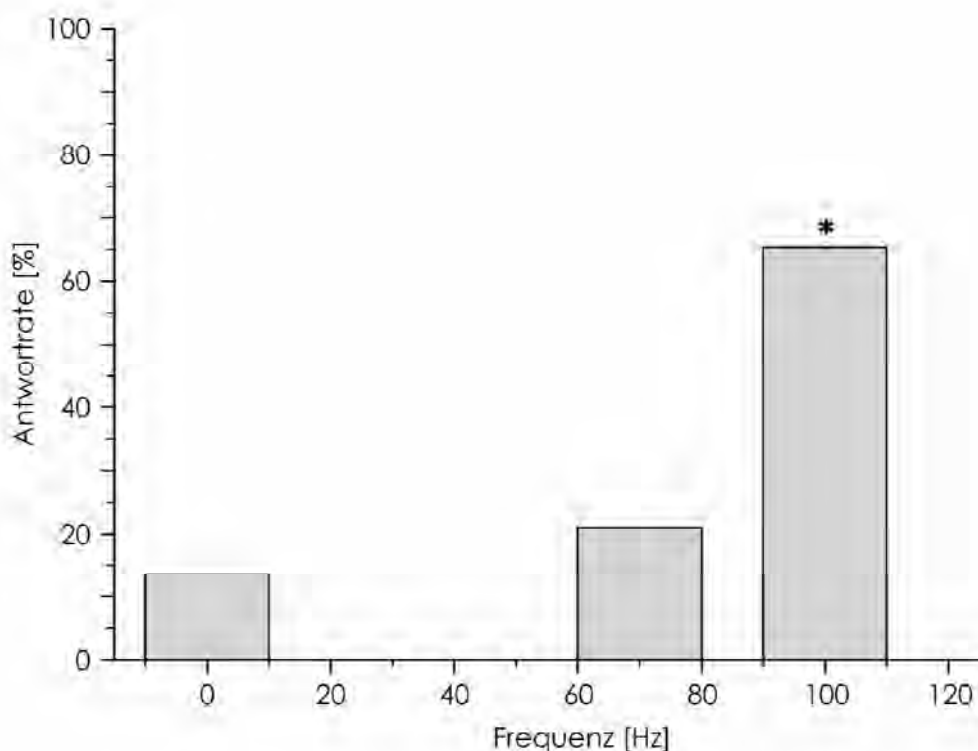
Zur Vereinfachung der Frequenzdiskriminierung in turbulentem Wasser wurde den Fischen die Standardfrequenz von 100 Hz als  $S^+$  sowie einzig eine Frequenz von 70 Hz als  $S^-$  präsentiert. Zusätzlich wurden weiterhin Blindversuche durchgeführt um eine zufällige Hinwenderate als Referenz zu ermitteln.



**Abbildung 3.23:** Frequenzdiskriminierung von Oscars in turbulentem Wasser. Die prozentualen Antwortraten sind als Funktion der Frequenz des Dipolreizes aufgetragen. \*\*  $p \leq 0,01$ . 0 Hz = Blindversuche (kein Stimulus präsentiert).

Abbildung 3.23 zeigt die Ergebnisse der fünf Versuchstiere. Alle Fische beantworteten weiterhin den Standardreiz von 100 Hz mit über 65 % richtigen Reaktionen (binär logistische Regression,  $p \leq 0,05$ ). Die Fische waren auch in der Lage eine Frequenz von 70 Hz von 100 Hz zu unterscheiden, d.h. ihre Antwortrate bei 70 Hz unterschied sich nicht signifikant von der Rate der spontanen Antworten während der Blindversuche (7,8 - 21,7 %, Mittelwert über 5 Tiere: 13,6 %).

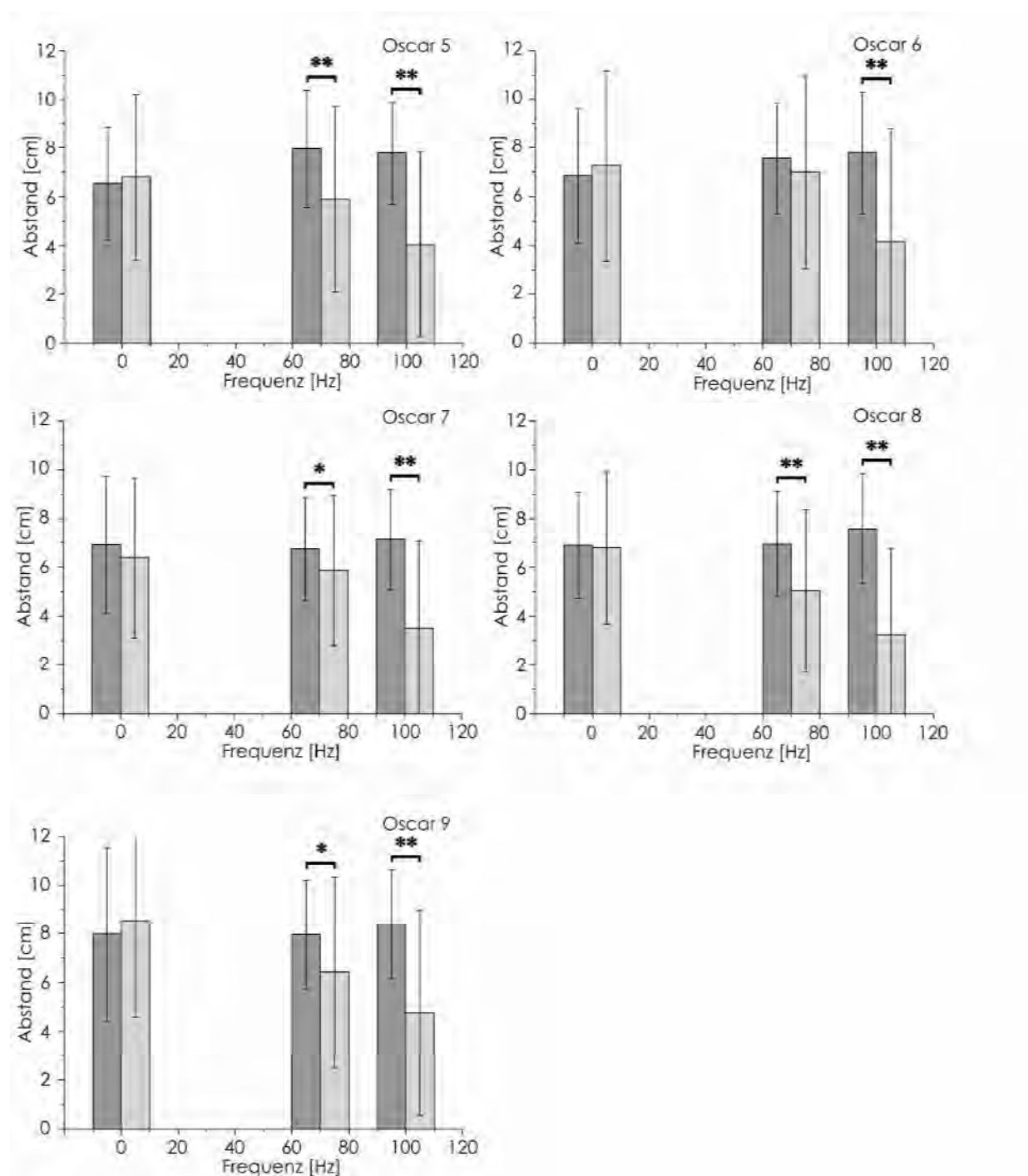
Gemittelt über alle Oscars wurde der Standardreiz von 100 Hz in turbulentem Wasser weiterhin signifikant beantwortet ( $\chi^2$  - Test,  $p \leq 0,05$ , Abb. 3.24).



**Abbildung 3.24:** Gemittelte Werte der Frequenzdiskriminierung aller Oscars in turbulentem Wasser. Die prozentualen Antwortraten sind als Funktion der Frequenz des Dipolreizes aufgetragen. \*  $p \leq 0,05$  ( $\chi^2$  - Test). 0 Hz = Blindversuche (kein Stimulus präsentiert).

Auch in diesen Experimenten wurden die Abstände des Fischkopfes zur Reizquelle bestimmt (Abb. 3.25). Der mittlere Abstand zwischen Tier und Reizquelle zu Beginn eines Reizes betrug circa 7 - 9 cm und war für 70 und 100 Hz vergleichbar (dunkelgraue Balken in Abb. 3.25). Bei einer Reizfrequenz von 100 Hz ( $S^+$ ) befanden sich alle Tiere am Reizende näher an der Reizquelle als zu Reizbeginn (Mann-Whitney U-Test,  $p = 0,0001$ ). Auch bei einer Reizfrequenz von 70 Hz ( $S^-$ ) verringerten alle Oscars während der Stimulation ihren Abstand zur

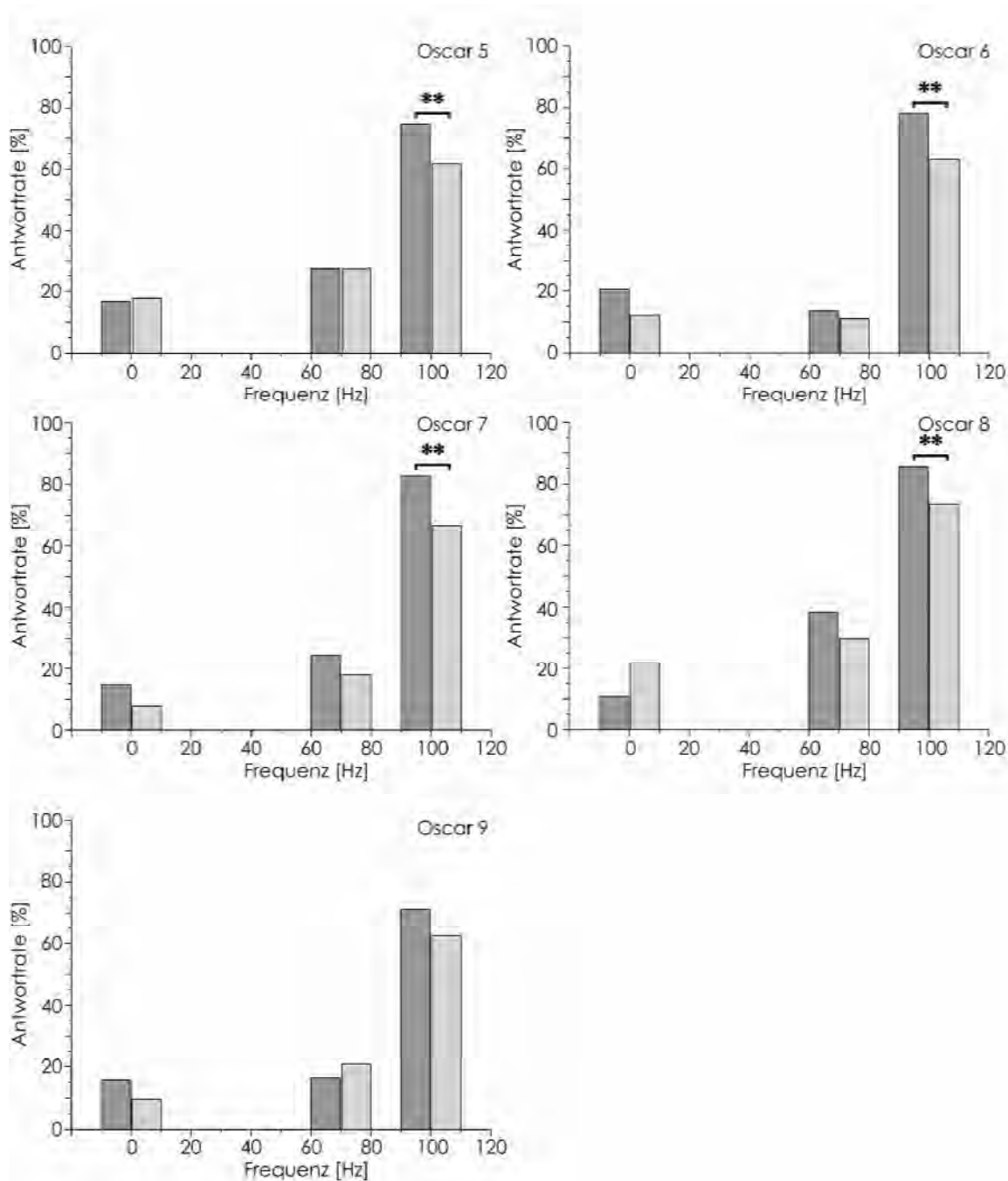
Reizquelle. Mit Ausnahme von Oscar 6 war dies bei allen Tieren statistisch signifikant (Mann-Whitney U-Test,  $p < 0,029$ ).



**Abbildung 3.25:** Mittlere Abstände zwischen Fischkopf und Kugel zu Reizbeginn (hellgraue Balken) und Reizende (dunkelgraue Balken) bei allen fünf Oscars in turbulentem Wasser. Der mittlere Abstand ist als Funktion der Reizfrequenz aufgetragen. \*  $p \leq 0,05$ , \*\*  $p \leq 0,01$ . 0 Hz = Blindversuche (kein Stimulus präsentiert).

### 3.3.4 Vergleich der Frequenzdiskriminierung in Stillwasser und turbulentem Wasser

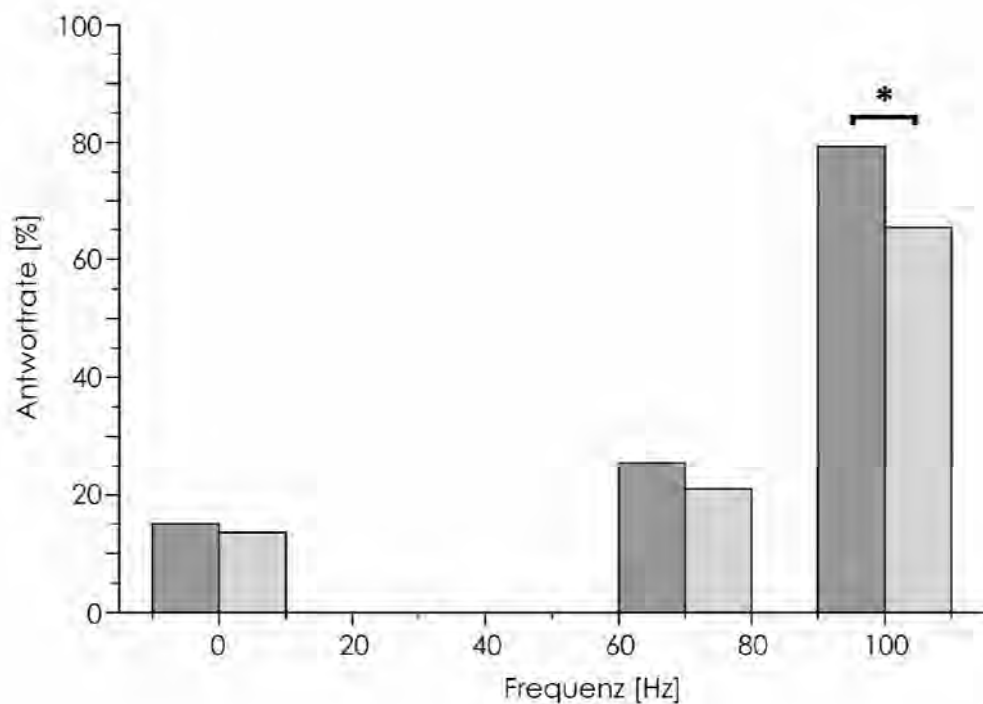
Um zu untersuchen, ob turbulentes Wasser die Detektions- und Diskriminierungsfähigkeiten der Tiere beeinträchtigte, wurden die Antwortraten der Oscars in Stillwasser mit den Antwortraten in turbulentem Wasser verglichen ( $\chi^2$ -Test,  $p \leq 0,05$ ).



**Abbildung 3.26:** Frequenzdiskriminierung von Oscars in Stillwasser (dunkelgraue Balken) und in turbulentem Wasser (hellgraue Balken). Die prozentualen Antwortraten sind als Funktion der Frequenz des Dipolreizes aufgetragen. \*\*  $p \leq 0,01$ . 0 Hz = Blindversuche (kein Stimulus präsentiert).

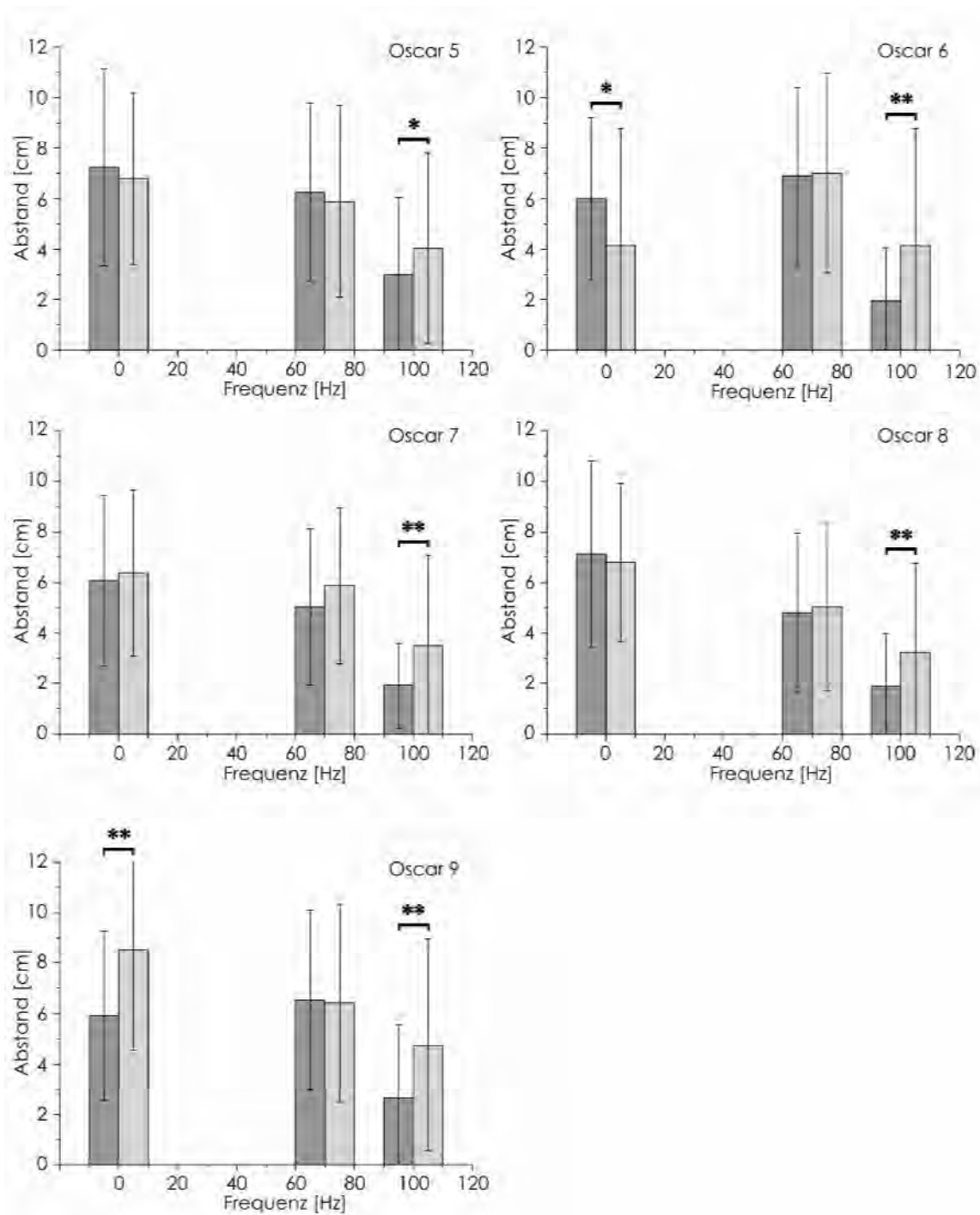
Abbildung 3.26 zeigt, dass turbulentes Wasser die Diskriminierungsfähigkeit nicht wesentlich beeinträchtigte. Alle Tiere waren in der Lage sowohl in Stillwasser als auch in turbulentem Wasser Stimuli mit 70 Hz von solchen mit 100 Hz zu unterscheiden (vgl. oben). Jedoch waren die Antwortraten auf den S<sup>+</sup>-Reiz (100 Hz) bei vier von fünf Oscars in turbulentem Wasser signifikant niedriger als in Stillwasser.

Ein Vergleich der über alle Versuchstiere gemittelten Antwortraten zeigte dasselbe Ergebnis. Die Antwortrate der Oscars auf 100 Hz in Stillwasser (dunkelgraue Balken in Abb. 3.27) unterschied sich signifikant von der Antwortrate in turbulentem Wasser (hellgraue Balken in Abb. 3.26,  $\chi^2$ -Test,  $p < 0,01$ ).



**Abbildung 3.27** Gemittelte Werte der Frequenzdiskriminierung aller Oscars in Stillwasser (dunkelgraue Balken) und turbulentem Wasser (hellgraue Balken). Die prozentualen Antwortraten sind als Funktion der Frequenz des Dipolreizes aufgetragen. \*  $p \leq 0,05$  ( $\chi^2$  - Test). 0 Hz = Blindversuche (kein Stimulus präsentiert).

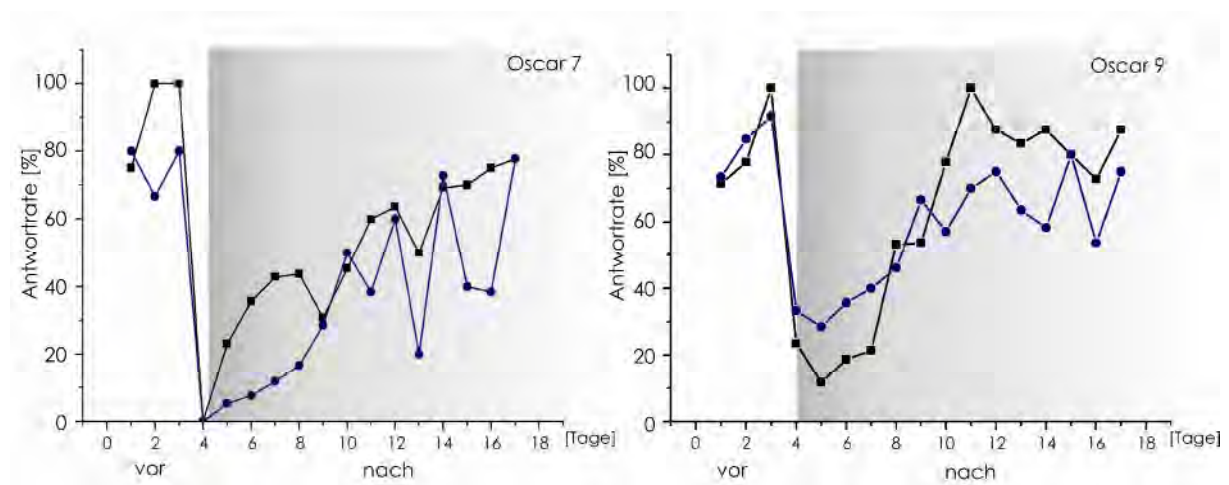
Abbildung 3.28 vergleicht die mittleren Abstände, die die Fische in Stillwasser bzw. turbulentem Wasser am Reizende zur Reizquelle hatten. Bei 100 Hz Reizfrequenz (S<sup>+</sup>) waren alle Tiere am Reizende sowohl in Stillwasser (dunkelgraue Balken in Abb. 3.28) als auch in turbulentem Wasser (hellgraue Balken in Abb. 3.28) der Reizquelle näher als bei 70 Hz und in den Blindversuchen. Darüber hinaus waren die Tiere bei 100 Hz Reizfrequenz in Stillwasser näher an der Reizquelle als in turbulentem Wasser. Dies war bei 70 Hz und in den Blindversuchen nicht der Fall (Ausnahmen: Oscar 6, Oscar 9).



**Abbildung 3.28:** Mittlere Abstände zwischen Fischkopfe und Kugel zu Reizende bei allen fünf Oscars in Stillwasser (dunkelgraue Balken) und turbulentem Wasser (hellgraue Balken). Der mittlere Abstand ist als Funktion der Reizfrequenz aufgetragen. \*  $p \leq 0,05$ , \*\*  $p \leq 0,01$ . 0 Hz = Blindversuche (kein Stimulus präsentiert).

### 3.3.5 Kontrollexperimente

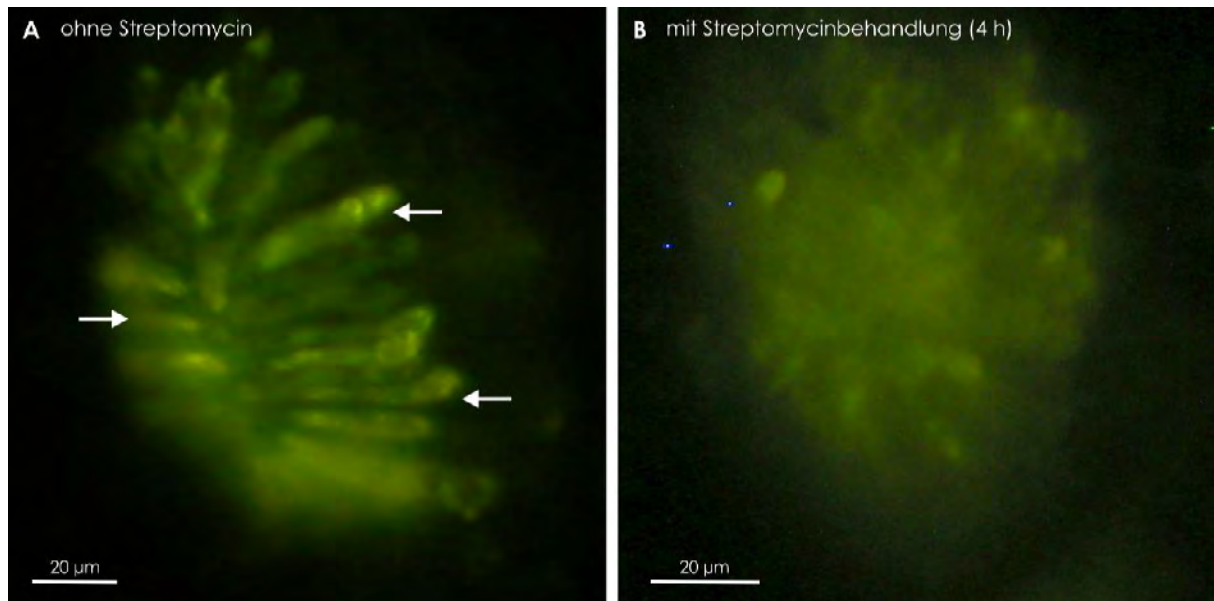
Um die Rolle der Seitenlinie in diesen Experimenten zu untersuchen wurden zwei Oscars (Oscar 7 und 9) mit Streptomycinsulfat (4 Stunden,  $1 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$ ) behandelt um das gesamte Seitenliniensystem temporär auszuschalten. Beide Fische zeigten vor der Behandlung eine Antwortrate auf den  $S^+$ , die sowohl in Stillwasser als auch in turbulentem Wasser zwischen circa 70 und 100 % lag. Direkt nach der Behandlung nahm die Antwortrate auf 0 % (Oscar 6) bzw. circa 20 % (Oscar 9) ab und erreichte nach 10 Tagen wieder Werte von circa 70 % und größer (Abb. 3.29).



**Abbildung 3.29:** Antwortraten zweier Oscars vor und nach der Behandlung mit Streptomycin. Schwarze Linie: Antworten im Stillwasser, blaue Linien: Antworten in turbulentem Wasser. Jeder Datenpunkt steht für die Antwortrate eines Versuchstages.

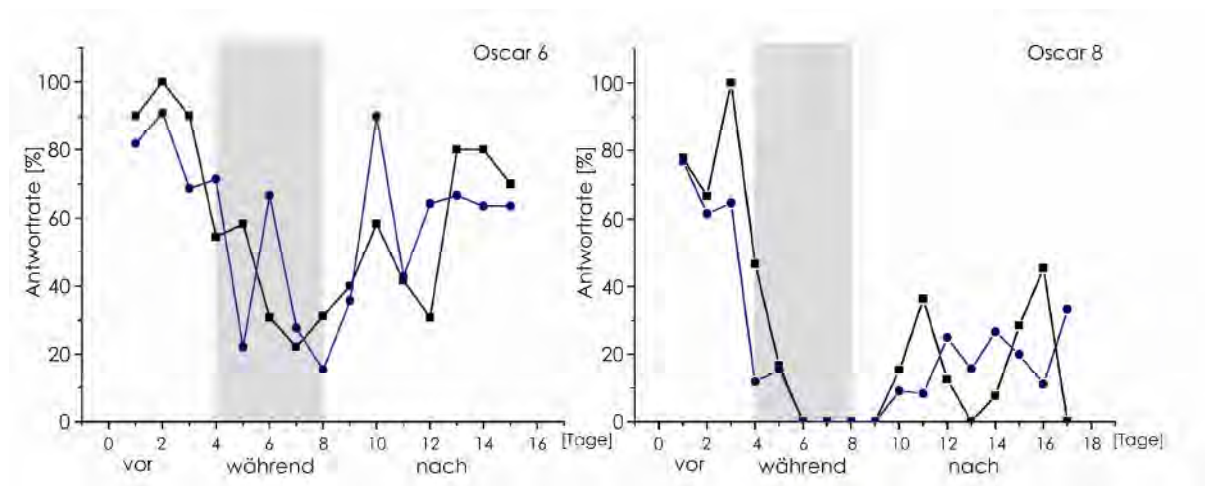
Um die Wirksamkeit des Streptomycinsulfats beim Oscar zu prüfen, wurden die Neuromasten zweier Oscars mit dem Vitalfarbstoff DASPEI ( $125 \mu\text{mol}$ , 20 Minuten) gefärbt. Abbildung 3.30 A zeigt einen intakten Oberflächenneuromasten eines Oscars. Einzelne Haarsinneszellen sind zu erkennen (Pfeile). Beim Oscar mit Streptomycinbehandlung sind keine Haarsinneszellen in den Oberflächenneuromasten zu erkennen (Abb. 3.30 B).





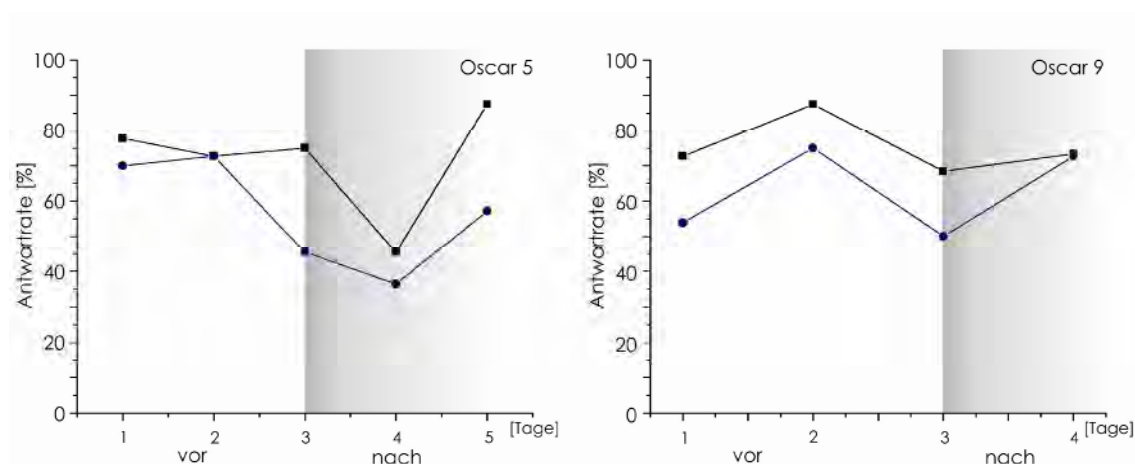
**Abbildung 3.30:** Wirkung von Streptomycinsulfat auf Oberflächenneuromasten. **A** Oberflächenneuromast eines Oscars ohne Behandlung mit Streptomycin. **B** Oberflächenneuromast eines zweiten Oscars nach Behandlung mit Streptomycin ( $1 \text{ g} \cdot \text{l}^{-1}$  für 4 Stunden).

Zwei weitere Oscars (Oscar 6 und 8) wurden einer Behandlung mit Gentamycinsulfat (4 Tage, 0,002 %) unterzogen. Beide Fische beantworteten den 100 Hz Reiz vor der Behandlung mit einer Antwortrate von bis zu 100 % (Abb. 3.31). Während des ersten Tages der Behandlung mit Gentamycin nahm die Antwortrate von Oscar 6 (Abb. 3.31, links) sowohl in Stillwasser als auch in turbulentem Wasser zunächst auf circa 60 % und während der drei weiteren Behandlungstage auf bis zu circa 20 % ab. Nach Ende der Behandlung nahm die Antwortrate über einen Zeitraum von 6 Tagen wieder auf einen Wert von circa 75 % zu. Bei Oscar 8 (Abb. 3.31, rechts) nahm die Antwortrate im Stillwasser und in turbulentem Wasser während des ersten Tages der Behandlung mit Gentamycin auf Werte unter 50% und an den folgenden Tagen auf 0 % ab. Anschließend nahm die Antwortrate wieder leicht auf 20 – 40 % zu, erreichte aber im Untersuchungszeitraum nicht mehr die Werte, die der Fisch vor der Behandlung mit Gentamycin aufwies. Dabei hielt sich der Fisch häufig unbeweglich am Beckenrand auf und zeigte keine Motivation die vibrierende Kugel anzuschwimmen.



**Abbildung 3.31:** Antwortraten zweier Oscars vor, während und nach der Behandlung mit Gentamycin. Schwarze Linie: Antwortraten in Stillwasser, blaue Linien: Antwortraten in turbulentem Wasser. Jeder Datenpunkt steht für die Antwortrate eines Versuchstages.

Zwei weitere Fische (Oscar 5 und 9) wurden für 24 Stunden einer Kobaltchloridlösung ( $0,1 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ ) ausgesetzt um das gesamte Seitenliniensystem temporär zu blockieren. Bei Oscar 5 war die Detektionsfähigkeit in Stillwasser und in turbulentem Wasser durch Kobaltchlorid vorübergehend beeinträchtigt (Abb. 3.32, links). Vor der Behandlung antwortete der Fisch auf den  $S^+$  Reiz in Stillwasser mit 70 und 77 % und in turbulentem Wasser mit 70 und 72 % richtigen Reaktionen. Nach 24 Stunden in der Lösung beantwortete er den  $S^+$  in Stillwasser zunächst mit 75 %, einen Tag später aber nur noch zu 45 % richtig. Am dritten Tag nach der Behandlung nahm die Antwortrate wieder auf 87 % zu. Ein ähnliches Ergebnis ergab sich in turbulentem Wasser. Hier antwortete Oscar 5 nach der Kobaltchloridbehandlung mit 45 und 36 %. Am dritten Tag nahm die Antwortrate leicht auf 57 % zu.



**Abbildung 3.32:** Antwortraten zweier Oscars vor und nach der Behandlung mit Kobaltchlorid. Schwarze Linie: Antwortraten im Stillwasser, blaue Linien: Antwortraten in turbulentem Wasser. Jeder Datenpunkt steht für die Antwortrate eines Versuchstages

Bei Oscar 9 war die Detektionsfähigkeit weder in Stillwasser noch in turbulentem Wasser durch Kobaltchlorid nennenswert beeinträchtigt (Abb. 3.32, rechts). Vor der Behandlung beantwortete der Fisch den S<sup>+</sup> Reiz in Stillwasser mit einer Rate von 72 und 87 % (Abb. 3.32, rechts) und in turbulentem Wasser mit 53 und 75 %. Nach der Kobaltchloridbehandlung lag die Antwortrate in Stillwasser bei 68 und 73 % und in turbulentem Wasser bei 50 und 72 %.

In allen Versuchen wurde der Allgemeinzustand der Fische untersucht, indem geprüft wurde, ob sie nach der Behandlung mit einer der verwendeten Substanzen Futter annahmen. Da dies der Fall war, wurde davon ausgegangen, dass alle Fische die Behandlung gesundheitlich unbeschadet überstanden hatte und die verminderte Detektionsrate nicht auf eine generelle Beeinträchtigung der Tiere zurückzuführen war.

## 4. DISKUSSION

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, dass der Goldfisch, *Carassius auratus*, ein Vertreter der Cyprinidae, und der Oscar, *Astronotus ocellatus*, ein Vertreter der Cichlidae, Dipolreize unter Fließwasserbedingungen genau so gut detektieren kann wie unter Stillwasserbedingungen. Darüber hinaus zeigen die Ergebnisse erstmals, dass Oscars Dipolreize unterschiedlicher Frequenzen diskriminieren können und dass die Diskriminierungsleistung in turbulent verwirbeltem Wasser sich nicht von der in Stillwasser unterscheidet. Experimente, in denen die Seitenlinie oder Teile der Seitenlinie temporär ausgeschaltet wurden, lassen vermuten, dass die Fische in verschiedenen Verhaltensexperimenten unterschiedliche Sinneseingänge (Seitenlinie bzw. Hörsystem) zur Detektion hydrodynamischer Reize benutzten.

### 4.1. Diskussion der Experimente mit spontanen Atemreaktionen.

#### 4.1.1 Ruheatmung der Versuchstiere

Beobachtet man Goldfische und Oscars beim Schwimmen im Aquarium, so fällt auf, dass Goldfische häufige und kurze Kiemendeckelbewegungen zeigen, während Oscars seltenere aber längere Kiemendeckelbewegungen aufweisen. Diese Beobachtung wird durch die quantitative Analyse der Ruheatemfrequenzen beider Arten in den Verhaltensexperimenten bestätigt: Oscars hatten sowohl im Stillwasser als auch im Fließwasser stets niedrigere Ruheatemfrequenzen als Goldfische. Diese Unterschiede in der Ruheatemfrequenz sind im Einklang mit Unterschieden im Verhalten der beiden Arten in den Experimenten: Oscars waren ruhiger als Goldfische und blieben bis zu zwei Stunden im Versuchsaufbau fixiert, ohne das sie versuchten sich selbst zu befreien. Goldfische mussten hingegen durch eine geringe Dosis Muskelrelaxans ruhig gestellt werden, da sie ständig versuchten sich selbst zu befreien.

In der Studie von Vogel (2001) wurden Goldfische darauf konditioniert unterschiedliche Objekte, die am Fisch vorbei bewegt wurden, zu diskriminieren. Die Ruheatemfrequenz der Goldfische betrug dabei im Mittel  $1,1 \text{ Hz} \pm 0,25$  (Bereich 0,47 bis 5,88 Hz). Dieser Wert stimmt sehr gut mit der in der vorliegenden Arbeit ermittelten mittleren Ruheatemfrequenz von  $1,03 \text{ Hz} \pm 0,46$  überein. Ruheatemfrequenzen von Oscars sind bisher in der Literatur nicht beschrieben.

Bei beiden Arten waren die Ruheatemfrequenzen im Fließwasser, gemittelt über alle Individuen, höher als im Stillwasser. Allerdings war der Effekt nicht sehr groß, und bei einzelnen Individuen war die Ruheatmung im Fließwasser sogar niedriger als im Stillwasser (Abb. 3.2). Worauf diese Unterschiede zurückzuführen sind, ist schwer zu entscheiden. Möglicherweise wurden einzelne Tiere durch das von vorne anströmende Wasser in einen höheren

Erregungszustand versetzt, andere Tiere dagegen nicht. Vielleicht sind diese Unterschiede aber auch dadurch entstanden, dass die Ruheatmung in den Experimenten sehr regelmäßig war und somit bereits kleine Veränderungen in den Atemraten in Still- und Fließwasser bei gleichzeitig großer Stichprobengröße (Anzahl Atemzyklen, über die Unterschiede berechnet wurden > 102) zu statistisch signifikanten Unterschieden führten.

#### **4.1.2 Konditionierungsexperimente**

Coombs (1994) verwendete die klassisch konditionierte Atemsuppression zur Messung von Stillwasser-Detektionsschwellen beim Goldfisch. Fay und Coombs (1983) sowie Fay (1995) nutzten die Methode zur Untersuchung des Hörvermögens von Goldfischen. Sie testeten die Tiere auf ihre Fähigkeit zur Detektion von durch Rauschen maskierten Schallwellen bzw. die Perzeption zeitlich zusammengesetzter Schallreize. Vogel und Bleckmann (2001) setzten die Methode ein um zu zeigen, dass Goldfische Größe, Form, Geschwindigkeit und Bewegungsrichtung von im Wasser bewegten Objekte mit der Seitenlinie diskriminieren können. Im Gegensatz zu diesen früheren Arbeiten reagierten die Versuchstiere in der vorliegenden Arbeit nicht mit einer unbedingten Atemsuppression auf einen elektrischen Strafreiz obwohl Intensität und Dauer der elektrischen Reize früheren Arbeiten angeglichen waren. Deshalb war es nicht möglich, die Tiere zu konditionieren, so dass letztendlich spontane Atemreaktionen auf hydrodynamische Reize aufgezeichnet wurden.

Das Scheitern der Konditionierungsversuche in vorliegender Studie könnte auf die Versuchstiere oder auf die Strafreize zurückzuführen sein. Der Versuch der Konditionierung wurde mit 25 Goldfischen und zehn Oscars durchgeführt. Diese Tierzahlen erscheinen ausreichend hoch um unterschiedliche Konstitution und Motivationsstatus einzelner Individuen zu vernachlässigen. Durch persönliche Mitteilung von Chris Braun und Masayuki Yoshida war jedoch bekannt, dass eine Konditionierung mit Hilfe von elektrischen Strafreizen nicht mit jedem Individuum möglich ist und die Experimente mit einer großen Zahl an Tieren durchgeführt werden müssen, um genug Individuen zu finden, die eine physiologische Antwort auf einen Strafreiz zeigen. Dennoch wäre bei den oben genannten Zahlen zu erwarten gewesen, dass das eine oder andere Individuum auf den Strafreiz reagierte. Möglicherweise unterschieden sich die Zuchtstämme, aus denen die verwendeten Versuchstiere bezogen wurden, in ihren physiologischen Eigenschaften von den in anderen Arbeiten (Fay und Coombs 1983, Coombs 1994, Fay 1995, Yoshida et al. 2004) verwendeten Stämmen. Denkbar wäre zum Beispiel das Ausbleiben der Schmerzantwort aufgrund des Fehlens von Nocizeptoren. Dies wäre den Fischen äußerlich nicht anzusehen.

Theoretisch könnten technische Gründe den Misserfolg der Konditionierung bedingt haben. Durch die Strafelektroden könnte nicht ausreichend Strom geflossen sein um die Versuchstiere zu bestrafen. Dagegen spricht, dass es bei Verabreichung der elektrischen

Strafreize gelegentlich zu Zuckungen der Rumpfmuskulatur einzelner Tiere kam. Dies wurde als eindeutiger Hinweis darauf gewertet, dass Spannung anlag und Strom geflossen ist. Im Falle der Goldfische war die Schwelle zur Auslösung einer Muskelkontraktion durch das Relaxans zusätzlich erhöht. Die eingestellte Reizintensität kann also als ausreichend betrachtet werden um eine Schmerzreaktion auszulösen. Trotz der Muskelzuckungen kam es jedoch zu keinen Veränderungen der Atemfrequenz. Temporäre Defekte eines technischen Gerätes während eines Versuchs können dennoch nicht ausgeschlossen werden.

Darüber hinaus wurden durch Vorversuche andere Strafreize gesucht, durch die eine reproduzierbare Konditionierung erreicht werden sollte. Einige dieser Versuche versprachen zuerst Erfolg, stellten sich bei systematischer Anwendung jedoch ebenfalls als Misserfolg dar. Die Ableitung der Herzschlagfrequenz sowie der Versuch einer Konditionierung der Herzschlagfrequenz erfolgte nach Vorbild der Arbeit von Yoshida et al. (2004). Ihnen gelang es die Herzschlagfrequenz von Goldfischen mittels eines 7,5 – 10 Volt starken elektrischen Schocks (50 Hz) zu unterdrücken, wobei sie darauf achteten, dass die Intensität des Strafreizes unterhalb der Grenze für unkontrollierte Muskelzuckungen im relaxierten Tier lag. Die in vorliegender Arbeit abgeleiteten Herzschlagfrequenzen zeigten eine hohe Regelmäßigkeit. Selbst bei Strafreizen von einer Intensität, in der sie das bewegungsunfähige Versuchstier zusammenzucken ließen, konnte kein Aussetzen des Herzschlages erreicht werden. Für die verwendeten Oscars gilt, dass sie, wie die meisten Cichliden, kein Fluchtverhalten zeigen (Yan und Popper 1992). Deshalb wäre es denkbar, dass sie generell schwer oder überhaupt nicht in Verhaltensansätzen trainiert werden können, besonders wenn elektrische Strafreize benutzt werden (Tavolga 1974, Allen und Fernald 1985).

Ein klarer Nachteil der verwendeten unkonditionierten Reaktionen eines Fisches auf die vibrierende Kugel war, dass sich die Antworten der Versuchstiere zwischen einzelnen Individuen sowie zwischen einzelnen Versuchsdurchgängen mit ein und demselben Individuum höchst variabel darstellten. Sie konnten sowohl in Bezug auf ihre Richtung (Akzeleration oder Dezeleration) als auch in ihrer Stärke variieren. Eine solche Variabilität kann durch Unterschiede im Motivationsstatus sowie in der spezifischen Aufmerksamkeit des Versuchstieres begründet sein. Allgemein handelt es sich bei Aufmerksamkeit um eine Reaktion auf neue (unerwartete) oder bekannte (erwartete) Reize. Die Aufmerksamkeit und das daraus resultierende Verhalten wird durch mehrere Prozesse wie Hunger oder Angst beeinflusst (Gazzaniga et al. 1998). Die Aufnahme von sensorischen Reizen hängt unter anderem vom allgemeinen Zustand des Individuums ab, z.B. ob schlafend oder wachend (McCarthy und Waters 1997). Im wachen Zustand des Individuums hängt eine Reaktion auch davon ab, ob das Tier motiviert oder sogar alarmiert ist. Ist der eingehende Reiz bekannt oder prägt sich durch Wiederholung ein, beeinflussen Lernvorgänge und das Gedächtnis ebenfalls das anschließende Verhalten. Da den Versuchstieren in den atemphysiologischen Experimenten keine Belohnung zuteil wurde, könnte dies zu einer teils geringen Motivation und dadurch geringen Aufmerksamkeit geführt haben.

#### 4.1.3 Einfluss von Fließwasser auf die Detektion hydrodynamischer Reize

Generell ist zu überlegen, welche Rolle Strömungen im Lebensraum eines Fisches spielen. Fische, die in der Brandungszone des Meeres oder in schnell fließenden Gewässern leben, sind dauerhaft anderen hydrodynamischen Bedingungen ausgesetzt als Fische, deren Lebensraum ein Teich, ein See oder die Tiefsee ist. Bei gleicher hydrodynamischer Umwelt ist das Seitenliniensystem wenig und langsam schwimmender Fische anderen Bedingungen ausgesetzt als das Seitenliniensystem von kontinuierlich und schnell schwimmenden Fischen. Der Goldfisch ist ein Stillwasserfisch, der bevorzugt in flachen, stark bewachsenen Seen, Weihern und Teichen lebt, während der Oscar in langsam fließenden und stehenden Tieflandgewässern im tropischen Südamerika vorkommt (Page und Burr 1991).

Montgomery et al. (1997) führten Studien an verschiedenen Fischarten zur rheotaktischen Antwort auf Strömungen mit geringen Geschwindigkeiten ( $< 10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) durch. Sie folgerten, dass eine Orientierung der Fische stromaufwärts eine wichtige Strategie in der Beutedetektion von Fließwasserfischen spielen könnte. Forellen orientieren sich vorzugsweise flussaufwärts, um flussabwärts treibende Beute abzufangen (Montgomery et al. 1997). Um ihre Position in der Strömung zu halten, positionieren sich Forellen hinter einem in der Strömung stehenden Hindernis und nutzen die entstehenden Wirbel zur Minimierung ihrer energetischen Kosten (Liao 2003). Manche Fische nutzen eine Kombination aus Duft-konditionierter Rheotaxis und Chemotaxis um eine duftende Nahrungsquelle zu lokalisieren (Weissburg 2000). Diese Studien zeigen, dass Fließwasser Fischen wichtige Informationen liefern kann. In anderen Kontexten dagegen, z.B. beim Beutefang, kann Fließwasser für Fische störenden Hintergrundlärm darstellen.

In vorliegender Arbeit lagen die Detektionsschwellen der Goldfische in den atemphysiologischen Experimenten im Stillwasser bei Werten zwischen  $0,14 - 0,84 \mu\text{m}$ , im Fließwasser bei Werten von  $0,14 - 1,57 \mu\text{m}$ . Die Detektionsschwellen der Oscars lagen im Stillwasser bei Werten von  $0,14 - 0,44 \mu\text{m}$  und im Fließwasser bei Werten von  $0,14$  bis  $0,44 \mu\text{m}$ . Mit Ausnahme von zwei Goldfischen lag keine Beeinträchtigung der Detektion des hydrodynamischen Reizes durch Fließwasser ( $v = 5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) vor.

Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit den Ergebnissen von Hoekstra und Janssen (1985) die zeigten, dass die benthisch lebende *Cottus bairdi* artifizielle Beute (eine mit  $50 \text{ Hz}$  vibrierende Kugel) auch in einer leichten Strömung von ca.  $2 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  detektiert.

Möglicherweise waren die Strömungsgeschwindigkeiten von  $2 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  bei Hoekstra und Janssen (1985) bzw.  $5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  in vorliegender Arbeit nicht groß genug, um die Detektionsfähigkeit der Versuchstiere zu stören. Gegen diese Annahme sprechen die Daten von Kanter und Coombs (2003) die zeigten, dass die Detektionsfähigkeit von Dipolreizen bei *Cottus bairdi* in Strömung größtenteils unabhängig von der Strömungsgeschwindigkeit des Wassers war. Bei einer vierfachen Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit verdoppelte sich ihre Detektionsschwelle um weniger als das zweifache, was einer nur marginalen Beeinflussung

der Detektionsschwelle für den Dipolstimulus entsprach. Trotzdem waren in laminarem Fließwasser ( $2 - 8 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) die Detektionsschwellen von *Cottus bairdi*, die sowohl Kanalneuromasten als auch Oberflächenneuromasten besitzt, bei jeder Strömungsgeschwindigkeit signifikant erhöht, d.h. die Detektion des hydrodynamischen Reizes wurde durch Fließwasser beeinträchtigt. Untersuchungen an einer anderen Fischart wie dem endemisch in Flüssen Neuseelands vorkommenden *Cheimarrichthys fosteri* zeigten, dass der mittlere Reaktionsabstand zwischen Fisch und lebender, natürlicher Beute von 6 cm im Stillwasser, im Fließwasser mit einer Strömungsgeschwindigkeit von  $100 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  um weniger als 2 cm abfiel (Montgomery und Milton 1993). Im Gegensatz dazu stehen die Untersuchungen von Basset et al. (2006), die zeigen, dass Hintergrundströmungen von bis zu  $4,5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  bei dem Guppy, *Gobiomorphus cotidianus*, einer Fischart die kein Kanalsystem und keine Schwimmblase besitzt, eine Erhöhung der Detektionsschwelle für eine vibrierende Kugel um das zehnfache hervorrief (Abb. 4.01). Sie vermuten, dass die Leistung des Oberflächensystems in fließendem Wasser gestört wurde. Ähnliche Experimente zur akustischen Sensitivität des Kabeljaus, *Gadus morhua*, zeigten, dass sich die Detektionsschwellen für akustische Stimuli proportional zur Zunahme einer Hintergrundströmung erhöhten (Chapman und Hawkins 1973).

Bei einem Vergleich der in vorliegender Arbeit erzielten Ergebnisse mit den Daten aus der Literatur muss beachtet werden, dass es sich bei den von Kanter und Coombs (2003) sowie Basset (2006) verwendeten Fischen um benthisch lebende Arten handelt. *Cottus bairdi* sowie *Gobiomorphus cotidianus* besitzen keine Schwimmblase, was sie wenig empfindlich für Schalldruckwellen macht. Beide Fischarten sind nachtaktiv, was einen Einfluss des visuellen Systems minimiert. *Cottus bairdi* besitzt ein Kanalsystem und wenige Oberflächenneuromasten (Coombs und Janssen 1989), *Gobiomorphus cotidianus* fehlt ein Kanalsystem. Der starke Anstieg der Detektionsschwelle bei *Gobiomorphus cotidianus* erklärt sich durch das Fehlen des Kanalsystems und einer in Strömung permanenten Reizung der Oberflächenneuromasten.

#### 4.1.4 Die Rolle von Hörsystem und Seitenlinie (in den Detektionsexperimenten)

Um zu überprüfen, welchen Anteil das Seitenliniensystem in der Detektion des Dipolreizes hatte, wurden unterschiedliche Ausschaltexperimente durchgeführt.

Das Kanalsystem von zwei Goldfischen und einem Oscar wurde selektiv mit Gentamycin ausgeschaltet. Das aminoglykosidische Antibiotikum Gentamycinsulfat zerstört selektiv die Cilien der Kanalneuromasten (Song et al. 1995, Coombs et al. 2001). Dies basiert auf einer biochemischen Heterogenität der Haarsinneszellen des Oberflächensystems und des Kanalsystems. Da Oberflächenneuromasten als Geschwindigkeitsdetektoren fungieren und Kanalneuromasten proportional zur Beschleunigung antworten, liegt die Hypothese



nahe, dass die Haarsinneszellen der beschleunigungssensitiven Kanalneuromasten unter Fließwasserbedingungen nur geringfügige Änderungen in ihrer Entladungsrate zeigen (Denton und Gray 1988, Coombs et al. 1990). Die Cilien der Haarsinneszellen von Oberflächenneuromasten sollten in Fließwasser permanent ausgelenkt werden. In elektrophysiologischen Experimenten am Goldfisch wurde gezeigt, dass Seitenlinienafferenzen die Eingang von Oberflächenneuromasten erhalten, in Fließwasser mit einer mehrheitlichen und salvenartigen Erhöhung ihrer Entladungsrate antworteten während Seitenlinienafferenzen die Eingang von Kanalneuromasten erhalten, ihre Entladungsrate durch solche Wasserströmungen nicht veränderten (Engelmann et al. 2000). In Folge dessen werden unter Fließwasserbedingungen die Antworten von Oberflächenneuromasten auf eine vibrierende Kugel maskiert, sie sind nicht in der Lage den Reiz weiterhin zu beantworten. Demgegenüber sollten Kanalneuromasten eine vibrierende Kugel weiterhin detektieren können, sie sind nicht maskiert. Die Ausschaltung der Kanalneuromasten mit Gentamycin sollte zeigen, ob Eingänge aus Kanalneuromasten einen Anteil an der Reizdetektion im Fließwasser hatten. Wäre dies der Fall, so würde man einen Abfall der Detektionsfähigkeit unter Fließwasserbedingungen erwarten.

Bei den behandelten Goldfischen änderte sich die Detektionsfähigkeit für den Dipolreiz in Still- als auch in Fließwasser während der Behandlung nicht, sie zeigten weiterhin signifikante Änderungen ihrer Atemraten (Abb. 3.11). Die Antworten von Goldfisch F64 nach der Behandlung waren nicht mehr signifikant, obwohl der Reiz in Still- und Fließwasser stärker beantwortet wurde als vor und während der Behandlung. Der behandelte Oscar beantwortete den Dipolreiz vor, während und nach der Behandlung stets signifikant (Abb. 3.12).

Die Zugabe von Kobalt ( $\text{Co}^{2+}$ ), einem Schwermetallion, dass die Haarsinneszellen des gesamten Seitenliniensystems blockiert, sollte weitere Informationen zum Anteil des Seitenliniensystems an der Reizdetektion liefern. Dieser Prozess ist reversibel und wird durch Zugabe von Calcium aufgehoben (Sand 1975, Karlsen und Sand 1987). In den hier beschriebenen Experimenten wurde eine calciumfreie ( $\text{Ca}^{2+}$ -Konzentration  $\leq 0,05 \mu\text{mol/l}^{-1}$ ) Kobaltachloridlösung ( $0,1 \text{ mmol/l}^{-1}$ ) verwendet. Ein Goldfisch wurde mit Kobaltchlorid behandelt und direkt im Anschluss auf seine Detektionsfähigkeit getestet. Der Stimulus wurde nach der Behandlung sowohl im Still- als auch im Fließwasser weiterhin signifikant beantwortet (Abb. 3.10). Eine Vermittlung der Detektion durch Eingänge des Seitenliniensystems scheint nicht vorgelegen zu haben. Dieser Schluss setzt voraus, dass Kobaltchlorid eine effektive Blockierung der Seitenlinie bewirkt hat. Die hier verwendete Kobaltkonzentration orientierte sich an den von Karlsen und Sand (1987) vorgeschlagenen Werten, deren Wirksamkeit in ihrer Studie nachgewiesen werden konnte. Montgomery et al. (1997) verwendeten in ihren Versuchen zum rheotaktischen Verhalten Kobaltchloridkonzentrationen von  $2 \text{ mmol/l}^{-1}$  über einen Zeitraum von drei Stunden. Nach dieser Behandlung zeigten die Fische kein rheotaktisches Verhalten mehr. Aus diesem Ergebnis schlossen Montgomery et al. (1997), dass

dieses Verhalten durch die Seitenlinie vermittelt wird. Wie Janssen (2000) einige Jahre später herausfand, wirkt eine solch hohe Konzentration von Kobaltchlorid jedoch hoch toxisch, so dass alle von ihm mit einer Konzentration von  $2 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$  behandelten Fische nach zehn bis 17 Stunden starben. Janssen (2000) empfiehlt, genau wie Karlsen und Sand (1987), eine Konzentration von  $0,1 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ .

Insgesamt änderte sich nach keiner Behandlung bei keinem der behandelten Versuchstiere die Fähigkeit zur Detektion des Dipolstimulus. Dies gilt für Stillwasser- und für Fließwasserbedingungen. Hätten die Fische den Dipolstimulus einzig mit Hilfe des Kanalsystems detektiert, so hätte man nach der Behandlung eine Verschlechterung der Detektionsrate im Fließwasser erwartet. Da keines der behandelten Tiere eine Beeinträchtigung zeigte, kann davon ausgegangen werden, dass eine andere Modalität wie die Akustik, deren Haarsinneszellen nicht durch Gentamycin beeinträchtigt wurden, eine Rolle bei der Detektion der vibrierenden Kugel spielte.

Die hier beschriebenen Ergebnisse stehen im Einklang mit den Ergebnissen von Coombs (1994). In dieser Arbeit wurden konditionierte Atemreaktionen bei Goldfischen abgeleitet, deren Detektionsrate nach der Ausschaltung des Seitenliniensystems mit Kobaltchlorid nicht abnahm. Coombs (1994) folgerte daraus, dass die Detektion des Dipols beim Goldfisch, besonders im gewählten Konditionierungsansatz, vom Innenohr vermittelt wurde. Die Kugel befand sich sowohl in der Studie von Coombs (1994), als auch in der vorliegenden Studie, caudal des Operculums der Fische. Das rostro-caudale Ausmaß der Schwimmblase eines Goldfisches beträgt in einem 90 mm großen Fisch circa 30 mm. Sie erstreckt sich mit ihrem rostralen Ende bis zum caudalen Rand des Operculums. Die Kugel befand sich also direkt gegenüber der Schwimmblase des Versuchstieres und war im Vergleich zur Größe der Schwimmblase relativ klein. Somit wäre eine Detektion der vibrierenden Kugel indirekt durch von der Druckkomponente des Reizes verursachte Oszillationen der Schwimmblase denkbar. Besonders beim Goldfisch, der Webersche Knöchelchen besitzt und verglichen mit dem Oscar besonders empfindlich auf Druck reagiert, könnte dies eine Erklärung für die Ergebnisse der Ausschaltexperimente liefern. Aufgrund der geringen Entfernung von einem Zentimeter zwischen dem äußerem Rand der Kugel und dem Fisch könnte dies hier jedoch auch für die Oscars gegolten haben, obwohl sie extrem unempfindlich für Schalldruck sind (Yan und Popper 1992).

## 4.2 Diskussion der Experimente mit konditionierten Schwimmreaktionen

### 4.2.1 Detektionsschwelle Konditionierung

Die Detektionsschwellen, die bei Oscars mit konditionierten Schwimmreaktionen/Hinwendebewegungen ermittelt wurden, betrugen im Mittel  $0,0056 \mu\text{m}$ . Dieser Wert ist um den Faktor 20 - 100 niedriger als die Detektionsschwelle von Seitenliniennuronen in elektrophysiologischen Experimenten, die laut Sand (1981) bei Frequenzen von 50 – 100 Hz im Bereich von  $0,1 - 0,5 \mu\text{m}$  liegt.

Das könnte darauf zurückzuführen sein, dass die hier ermittelten Werte mittels einer logistischen Regression berechnet wurden. Zudem basiert die Erhebung der Messwerte auf den von der Experimentatorin für eine positive Reaktion definierten Parametern. Im Gegensatz dazu wird in elektrophysiologischen Experimenten die Rate der Aktionspotentiale einzelner Zellen abgeleitet, die sich als Antwort auf einen Reiz ändert oder gleich bleibt. Diese Änderung kann statistisch überprüft werden und benötigt keine gesonderten Parameter. Da in jedem Gebäude niederfrequente Schwingungen herrschen, könnte die als Reiz dienende Frequenz von 100 Hz die niederfrequenten Schwingungen überlagert haben. Dadurch wäre die Gesamtamplitude der resultierenden Welle größer geworden. Der Fußboden des Poppelsdorfer Schlosses, in dem die Versuche statt fanden, schwingt in einem Bereich zwischen  $0,3$  und  $1 \mu\text{m}$  mit einer Frequenz von circa 17 Hz (persönliche Mitteilung B. Scholze). Das Versuchsbecken befand sich auf einem schwingungsgedämpften Tisch dessen Platte aus Beton bestand und auf einer Sandschicht auflag. Die dämpfende Wirkung des Tisches ist jedoch als gering einzuschätzen, da sich Erschütterungen wie zuschlagende Türen etc. scheinbar auf das Becken übertrugen, da Bewegungen auf der Wasseroberfläche sichtbar waren. Die Berechnung der Partikelbewegungsamplitude mit einer falschen Reizamplitude führt zu falschen Schwellenwerten.

Frühbeis (1984) reizte blinde Höhlenfische mit einer vibrierenden Kugel bei Frequenzen von 2 – 50 Hz und ermittelte Schwellenwerte zwischen  $0,005$  und  $0,03 \mu\text{m}$ . Diese Werte sind mit den in vorliegender Studie ermittelten Werten vergleichbar. Bleckmann und Topp (1981) ermittelten in Verhaltensversuchen mit *Aplocheilus lineatus* Schwellenwerte für die Detektion von Oberflächenwellen, die um den Faktor drei bis fünf niedriger lagen als elektrophysiologisch gemessene, die bei einer Reizfrequenz von 100 Hz Werte von  $0,04 \mu\text{m} \pm 0,01$  aufwiesen. Sie argumentierten, dass das Zentralnervensystem die Möglichkeit besitzt die gesammelten Informationen eines Tieres auszuwerten im Gegensatz zu einem speziellen Bereich oder einer einzelnen Zelle. Die Reizfrequenz von 100 Hz scheint ebenfalls einen niedrigen Schwellenwert zu begünstigen. Ableitungen am truncus supraorbitalis, einem Nerv, der Neuromasten des Supraorbital-Kanals von *Aplocheilus lineatus* innerviert, zeigten, dass die Schwelle von  $3,4 \mu\text{m} \pm 3,1$  bei 10 Hz auf  $0,04 \mu\text{m} \pm 0,01$  bei 100 Hz abnahm

(Bleckmann und Topp 1981). Dies lässt sich damit erklären, dass die Cupulabewegung eines Neuromasten viskös an die Wasserpartikelbewegung ankoppelt. Deshalb erfolgt ihre Verschiebung proportional zur Geschwindigkeit der Wasserpartikel entlang der Cupula. Ein Kanalneuromast, wie er bei Bleckmann und Topp (1981) abgeleitet wurde, antwortet bis zu einer Reizfrequenz von 150 Hz proportional zur Beschleunigung der Wasserpartikelbewegungen. Die Bestfrequenzen dieser Afferenzen liegen bei circa 80 bis 150 Hz (Kalmijn 1988).

Vergleicht man die bisher an der Seitenlinie ermittelten Daten mit Daten aus der Akustik zeigt sich folgendes Bild. Lu et al. (1996) reizten Oscars, *Astronotus ocellatus*, ähnlich zu vorliegender Studie mit monofrequenten Reizen von 100 Hz. Sie leiteten die Herzschlagfrequenz ab und konditionierten die Oscars mit elektrischen Strafpulsen auf diesen Reiz. Das Ergebnis zeigte, dass Oscars sensitiv für Partikelauslenkungen sind und Wasserpartikelamplituden von etwa 1 nm bei einer Reizfrequenz von 100 Hz detektieren können. Diese Verhaltensschwellen zeigen sich einheitlich mit den neuronalen Schwellen anderer Fische (z.B. Goldfisch, Fay 1984, Fay et al. 1994). Verglichen mit dem von Sand (1981) angegebenen Level der Partikelbewegung der zur Anregung der Seitenlinie erforderlich ist, zeigt sich, dass die Hörschwelle in den Experimenten von Lu et al. (1996) mindestens 40-fach niedriger lag. Auch in elektrophysiologischen Experimenten an sacculären Afferenzen von *Opsanus tau* wurden Schwellenwerte von 0,0001 - 0,035  $\mu\text{m}$  gemessen (Fay et al. 1994). Im akustischen System scheinen Partikelbewegungsamplituden von 0,1 nm (RMS) auszureichen um physiologische Antworten in den otolithischen Organen von Goldfischen und Froschfischen (Batrachoididae) hervorzurufen (Fay 1984, Fay und Edds-Walton 1997).

Die in vorliegender Arbeit ermittelten Detektionsschwellen sind durchaus mit den Schwellenwerten der anderen Arbeiten vergleichbar. Zumindest können sie trotz möglicher Fehlerquellen eine Auskunft über die relative Empfindlichkeit der Versuchstiere auf einen Dipolstimulus in einem bestimmten Frequenzbereich und unter definierten Versuchsbedingungen geben.

#### 4.2.2 Rolle der Seitenlinie an der Reizdetektion

Nach der Behandlung von zwei Oscars mit Kobaltchlorid brach deren Detektionsfähigkeit auf das Niveau der Blindversuche ein (Abb. 3.15). Nach drei Tagen in normalem Aquarienwasser detektierten die Oscars den Stimulus erneut höchst signifikant.

Die Oscars wurden zur Behandlung in ein kleines Einzelbecken gesetzt. Dort verhielten sie sich, verglichen mit ihrem Verhalten im Hälterungsaquarium, auffallend unterschiedlich. Die Oscars befanden sich in Schräglage in einer Ecke des Beckens und bewegten sich kaum in der neuen Umgebung. Um zu überprüfen, ob dieses Verhalten eine mögliche Erklärung für den Einbruch der Antwortrate darstellen könnte, wurden zwei weitere Oscars gleichfalls in ein

Einzelbecken gesetzt. Ein Oscar in normales Wasser, der andere in Calcium-freies Wasser aber ohne Zugabe von Kobaltchlorid, um einen möglichen Effekt des Calcium-freien Wassers zu testen. Die Detektionsrate dieser beiden Oscars zeigte jedoch keine Veränderung.

Zurück im Hälterungsbecken verhielten sich die dem Kobaltchlorid ausgesetzten Versuchstiere vollkommen unauffällig, ihre Schwimmbewegungen und ihre Haltung im Wasser unterschieden sich nicht vom Verhalten unbehandelter Tiere. Eine Schädigung des Innenohres der Fische durch die Behandlung mit Kobaltchlorid kann ausgeschlossen werden, da es extraluminal ins Aquarienwasser gegeben wurde und nicht ins Innenohr dringen konnte. Die Tiere nahmen gereichtes Futter wie gewohnt an, woraus auf einen guten Gesundheitszustand der Fische geschlossen wurde.

Geht man davon aus, dass das gesamte Seitenliniensystem ausgeschaltet war, weisen die Ergebnisse darauf hin, dass die Fische zur Reizdetektion das Seitenliniensystem genutzt haben. Wenn die Tiere die Reize akustisch detektiert hätten, wäre ihre Fähigkeit durch das Blockieren des Seitenliniensystems nicht schlechter geworden. Da die Versuche in Dunkelheit stattfanden, kann auch eine Mitwirkung des visuellen Systems bei der Detektion der vibrierenden Kugel vernachlässigt werden. Die Zeitspanne der Regeneration der Detektionsfähigkeit steht in Einklang mit denen anderer Arbeiten (Karlsen und Sand 1987, Enger et al. 1989).

### **4.3. Vergleich der mit den verschiedenen Methoden gewonnenen Detektionsschwellen**

#### **4.3.1 Vergleich der Schwellenwerte in der Atemphysiologie mit den Schwellenwerten in der Konditionierung**

Die Schwellenwerte, die für die Oscars mit konditionierten Schwimmreaktionen ermittelt wurden, lagen mehrere Größenordnungen unter den Schwellenwerten, die mit unkonditionierten Atemreaktionen ermittelt wurden.

Ein Grund für die bessere Detektion des Reizes und die daraus resultierenden niedrigeren Detektionsschwellen bei den konditionierten Schwimmreaktionen war sicher die Motivation der Versuchstiere. Die Oscars wurden bei einer Beantwortung des Reizes mit Futter belohnt. Die Belohnung im Experiment stellte für die Versuchstiere die einzige Futterquelle dar. Sie wurden nicht außerhalb der Versuche gefüttert. Dies förderte ihre Motivation, da die verwendeten Oscars große Mengen Futter konsumierten.

Die konditionierten Tiere schwammen frei im Becken, während die Tiere bei den Versuchen in denen unkonditionierte Atemreaktionen gemessen wurden, fixiert waren.

Experimente, bei denen die Seitenlinie der Versuchstiere blockiert wurde, zeigten im Falle der fixierten Tiere keine Wirkung, sie beantworteten den Reiz weiterhin. Die frei schwimmenden Tiere zeigten nach Ausschaltung der Seitenlinie einen starken Einbruch ihrer Antwortrate. Diese Ergebnisse weisen darauf hin, dass fixierte und frei schwimmende Tiere Eingänge aus unterschiedlichen Sinnessystemen zur Detektion der vibrierenden Kugel benutzten. Es scheint, dass bei den fixierten Tieren Eingänge vom Innenohr die Detektion der vibrierenden Kugel vermittelt haben. Das erklärt, warum es keinen Einbruch der Antwortrate nach Ausschaltung der Seitenlinie gab. Bei den frei schwimmenden Fischen vermittelten Eingänge aus dem Seitenliniensystem die Reizdetektion. Ihre Antwortrate sank nach einer Blockierung des Seitenliniensystems ab. Die Reizfrequenz lag in einem Bereich der sowohl von der Seitenlinie als auch vom Innenohr verarbeitet werden konnte (Bleckmann 1980, Coombs und Janssen 1990, Yan und Popper 1992). Möglicherweise lag der Unterschied in der Reizdetektion fixierter und frei schwimmender Tiere darin, dass der fixierte Fisch, wie bereits in Kapitel 4.1.4 beschrieben, die Druckkomponente des Dipolstimulus zur Detektion verwendet, die mit dem Innenohr perzipiert wird. Die schwimmenden Fische konnten sich dem Reiz annähern und sowohl die Druckkomponente als auch die Wasserpartikelbewegung des Reizes ausnutzen. Ebenso könnten den schwimmenden Tieren Gradienten über ihren Körper Hinweise zur Reizdetektion gegeben haben.

Ein ähnliches Ergebnis erlangte Coombs (1994) in Experimenten in denen sie fixierte Goldfische und frei schwimmende *Cottus bairdi* auf die Detektion eines Dipolstimulus (50 Hz) testete. Das Ausschalten der Seitenlinie mit Kobaltchlorid veränderte die Detektionsschwelle des Goldfisches nicht. Coombs (1994) argumentierte, dass der fixierte Goldfisch den Stimulus mit Hilfe seines Innenohrs detektierte. *Cottus bairdi* hingegen schien für eine unkonditionierte Detektion des Dipols Eingänge aus der Seitenlinie zu nutzen.

## **4.4 Frequenzdiskriminierung durch konditionierte Schwimmreaktionen**

### **4.4.1 Frequenzdiskriminierung**

Fische müssen, genauso wie andere Tiere, in der Lage sein, die Frequenzzusammensetzung eines Reizes zu erkennen, um die von Beutetieren verursachten Reize von anderen Reizen zu unterscheiden (Lang 1980). Beutetiere von Fischen sind häufig Insekten und Crustaceen (Gerstmeier und Romig 2003). Untersuchungen des Mageninhaltes haben ergeben, dass auch Oscars große Mengen Insekten und Crustaceen konsumieren (Winemiller 1990). Die von diesen Tieren erzeugten Wasserbewegungen enthalten Frequenzen zwischen 5 und 140 Hz (Lang 1980, Bleckmann et al. 1994), d.h. Frequenzen, die sowohl mit der Seitenlinie als auch mit dem Akustischen System wahrgenommen werden können. Verschiedene

Verhaltensstudien haben gezeigt, dass Fische und aquatisch lebende Amphibien monofrequente Reize in diesem Frequenzbereich unterscheiden können (Bleckmann et al. 1981, Frühbeis 1984, Elepfandt et al. 1985, Vogel und Bleckmann 1997). Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bestätigen diese Untersuchungen und zeigen, dass auch Oscars monofrequente Reize detektieren und diskriminieren können. Darüber hinaus zeigen die Ergebnisse zum ersten Mal, dass sich die Frequenzdiskriminierung von Oscars in turbulentem Wasser nicht wesentlich von der Frequenzdiskriminierung in Stillwasser unterscheidet.

In früheren Arbeiten zur Frequenzdiskriminierung wurden die Displacementamplituden der hydrodynamischen Stimuli konstant gehalten (Bleckmann et al. 1981, Frühbeis 1984). Bei konstantem Displacement ändern sich jedoch Geschwindigkeits- und Beschleunigungsamplituden mit der Frequenz. Seitenlinienafferenzen antworten in einem Bereich von 10 - 100 Hz proportional zur Geschwindigkeits- (Oberflächenneuromasten) oder zur Beschleunigungsamplitude (Kanalneuromasten) eines hydrodynamischen Reizes (Kroese und Schellart 1987, Kalmijn 1988, Coombs und Janssen 1990). In der vorliegenden Arbeit wurden die Geschwindigkeitsamplituden der Reize konstant gehalten. Ebenso wurden Versuche mit Reizen, deren Beschleunigungsamplitude konstant war, durchgeführt. So sollte ausgeschlossen werden, dass die Fische monofrequente Reize anhand der Displacementamplituden unterscheiden.

In vorliegender Arbeit wurde gezeigt, dass Oscars einen 70 Hz Reiz von einem 100 Hz Reiz unterscheiden können (Abb. 3.18). Daraus resultiert eine Weber Konstante ( $\partial F/F$ ) von 0,3. Verglichen mit den bei *Aplocheilus lineatus* und *Xenopus laevis* ermittelten Werten ist dieser Wert hoch. In Experimenten zur Frequenzdiskriminierung von *Aplocheilus lineatus* betrug die Weber Konstante im Mittel  $0,1 \pm 0,03$  (Bleckmann et al. 1981). Beim Krallenfrosch *Xenopus laevis* steigt der gerade noch wahrzunehmende Unterscheidungswert bei Standardreizen unterschiedlicher Frequenzen an. Bei einem Standardreiz ( $S^+$ ) mit einer Frequenz von 14 Hz hatte die Weber Konstante ein Minimum von 0,04 und nahm bei einem Standardreiz mit einer Frequenz die eine Oktave höher oder niedriger lag auf 0,15 und 0,16 zu (Elepfandt et al. 1985). Auch beim Menschen untersuchte man die Fähigkeit vibrierende Reize anhand ihrer Frequenzen mit Hilfe taktiler Wahrnehmung zu unterscheiden. Die ermittelten Weber Konstanten reichten von 0,2 - 0,6 (Goff 1967, Rothenberg et al 1977).

Ein Vergleich dieser Werte mit Werten, die in Experimenten zur auditorischen Frequenzdiskriminierung erlangt wurden, zeigt, dass Fische, Vögel und Säugetiere, einschließlich des Menschen, Weber Konstanten zwischen 0,003 und 0,04 erreichten (Fay 1974, Heffner und Heffner 1982, Dooling 1982). Aufgabe in diesen Studien war es, zwei Töne zu unterscheiden, die mit einem Zwischenintervall von weniger als einer Sekunde präsentiert wurden.

Im Go-/No-Go Ansatz der Experimente in der vorliegenden Arbeit konnten die Intervalle zwischen den einzelnen Reizen bis zu mehreren Minuten betragen. Die Tiere mussten ihre Entscheidung, ob es sich um einen  $S^+$  oder einen  $S^-$  Reiz handelt, nach jedem

präsentierten Reiz treffen. Dies erschwerte die Aufgabe insofern, als dass kein direkter Vergleich der Stimuli möglich war. Die Oscars beantworteten den S<sup>+</sup> Reiz selten zu 100 % sowie den S<sup>-</sup> Reiz zu 0 %. Die Antwortraten der Oscars auf die S<sup>+</sup>, die in vorliegender Arbeit meist unter 100% lagen, könnten damit erklärt werden, dass die Oscars den Reiz nicht immer bemerkt haben, da ihre Aufmerksamkeit zum Zeitpunkt der Reizpräsentation nicht auf den Reiz fokussiert war. Ein gelegentliches Anschwimmen des S<sup>-</sup> könnte darauf zurück zu führen sein, dass es nicht bestraft wurde und somit nicht mit Kosten für den Fisch verbunden war. Möglicherweise haben die Fische auch deshalb gelegentlich den S<sup>-</sup> angeschwommen um zu prüfen, ob dieser Reiz noch immer eine nicht belohnte Reizquelle bedeutete.

Bleckmann und Topp (1981) mutmaßten, dass die Sinneszellen des Seitenliniensystems der Fische die zeitliche Struktur (Zeiten zwischen einzelnen Zyklen einer Sinusschwingung) eines Reizes zur Diskriminierung unterschiedlicher Frequenzen nutzen. Dies schlossen sie aus Daten, die sie von Ableitungen primärer Seitenlinienafferenzen, deren neuronale Antwort auf einen Wellenreiz phasengekoppelt auftrat, erlangten. Phasenkopplung bedeutet, dass Afferenzen die mit sinusförmigen Wasserbewegungen gereizt wurden, mit einem oder mehreren Aktionspotentialen zu einer bestimmten Phase einer Sinusschwingung antworten. So kann über die Phasenkopplung beispielsweise die Frequenz eines Reizes ermittelt werden. Die afferenten Fasern des von Bleckmann und Topp (1981) sowie Vogel und Bleckmann (1997) untersuchten *Aplocheilus lineatus* zeigten Phasenkopplung bis zu einem oberen Grenzwert von mindestens 100 Hz, also innerhalb des zur Beutedetektion relevanten Frequenzbereichs (Bleckmann und Topp 1981, Topp 1983). Vergleicht man die Periodendauer der gerade noch unterschiedenen Frequenzen in oben erwähnten Studien so zeigt sich, dass die Oscars eine Änderung der Periodendauer detektierten, die zwischen den Werten dieser beiden Studien lag. Eine Frequenzänderung von 20 auf 23 Hz, wie *Aplocheilus lineatus* sie bei Vogel und Bleckmann (1997) unterschied, geht mit einer Änderung der Periodendauer von 6,5 ms einher. *Xenopus laevis* unterscheidet 14 von 14,5 Hz, welches eine Änderung der Periodendauer von 2,5 ms bedeutet (Elepfandt et al. 1985). Die Oscars unterschieden 70 von 100 Hz, was einer Änderung der Periodendauer von 4 ms entspricht. Angenommen die Oscars perzipierten Reize unterschiedlicher Frequenzen mit dem Seitenliniensystem, welches als Hinweis die zeitliche Struktur der Sinusreize nutzte, so hätten die Oscars bei einer Frequenzdiskriminierungsschwelle von 3 Hz, wie *Aplocheilus lineatus* sie erreichte, eine Änderung in der Periodendauer von nur 0,3 ms (von 100 Hz auf 103 Hz) auflösen müssen. Sollte die zeitliche Struktur des Reizes das Unterscheidungsmerkmal sein, so hätte die hohe Frequenz des S<sup>+</sup> von 100 Hz in vorliegender Arbeit die Frequenzdiskriminierungsschwelle limitiert. Möglicherweise wäre die Frequenz-unterscheidungsschwelle der Oscars bei Reizen mit niedrigeren Frequenzen dementsprechend geringer.

Die weitaus geringeren Weber Konstanten von *Aplocheilus lineatus* und *Xenopus laevis* könnten auch in der Art des Reizes begründet sein. Bei den Oberflächenwellen, mit denen *Aplocheilus lineatus* und *Xenopus laevis* gereizt wurden, handelt es sich um einen für



beide Tiere natürlich relevanten Reiz. Auch bei *Cottus bairdi* ist die Hinwendung zu einem Dipolstimulus eine spontane und unkonditionierte Verhaltensreaktion. Hingegen ist nicht klar, ob die in der vorliegenden Studie verwendeten Dipolreize für die Oscars biologisch relevante Reize sind. Der Dipolstimulus wurde verwendet weil die Reize exakt mathematisch beschreibbar und gut reproduzierbar sind und um eine Vergleichbarkeit mit anderen Studien zur Funktion der Seitenlinie am Oscar zu gewährleisten. Die Oscars zeigten in keinem Fall eine unkonditionierte Reaktion auf den Dipolstimulus. Die Oscars lernten jedoch den Dipolstimulus mit der für sie lohnenswerten Präsentation von Futter zu verknüpfen. Wäre die Hinwendereaktion unkonditioniert aufgetreten, wie bei *Xenopus laevis* und *Aplocheilichthys lineatus* als Reaktion auf Wasseroberflächenwellen, so könnte es sein, dass die Weber Konstante der Oscars niedrigere Werte erreicht hätte (Elepfandt et al. 1985, Vogel und Bleckmann 1997).

Betrachtet man die Lebensweise von *Astronotus ocellatus* erscheint eine Frequenzdiskriminierungsschwelle von 30 Hz ausreichend. Oscars leben räuberisch und ernähren sich von kleinen Fischen, Krebsen, Würmern und Insektenlarven (Page und Burr 1991). Um diese Nahrung zu erlangen, müssen sie Signale von abiotischen Störungen wie Wind und Strömungen, von Signalen die von Beutetieren erzeugt wurden, unterscheiden. Wind und Strömungen verursachen niederfrequente Signale unter 10 Hz, während Fische oder Insekten und Crustaceen Signale produzieren, die eher in einem hochfrequenten (5 – 140 Hz) Frequenzbereich liegen (Bleckmann et al. 1989). Zur Detektion seiner Beute muss der Fisch das für ihn relevante hochfrequente Signal erkennen können. Zur Lösung dieser Aufgabe erscheint eine Frequenzdiskriminierungsschwelle wie sie in vorliegender Arbeit gefunden wurde als ausreichend, da der Fisch nicht auf die Detektion kleinster Frequenzänderungen angewiesen ist.

#### 4.4.2 Frequenzdiskriminierung unter turbulenten Wasserbedingungen

Ein wasserbewohnendes Tier muss auch bei einer gewissen Hintergrundstörung in der Lage sein Beute zu detektieren. Zur Frequenzdiskriminierung durch Fische unter turbulenten Wasserbedingungen liegen jedoch bislang keine publizierten Daten vor. Wie die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen, änderte sich die Frequenzdiskriminierungsschwelle der Oscars unter turbulenten Wasserbedingungen nicht. Alle fünf Versuchstiere beantworteten den 100 Hz Reiz weiterhin signifikant und vermieden den 70 Hz Reiz, so dass hier keine signifikante Änderung zwischen Stillwasser und turbulentem Wasser ermittelt werden konnte (Abb. 3.22).

Ein statistischer Vergleich der Antwortraten in Stillwasser mit denen unter turbulenten Wasserbedingungen ergab jedoch signifikante Unterschiede in der Häufigkeit positiver Reaktionen auf den 100 Hz Reiz (Abb. 3.25). In Stillwasser beantworteten die Oscars den S<sup>+</sup> Reiz im Mittel zu 80 % positiv. Unter turbulenten Wasserbedingungen wurde derselbe Reiz zu

65 % beantwortet. Die im Aquarium erzeugten Turbulenzen hatten Wassergeschwindigkeiten von bis zu  $8 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  und waren hauptsächlich niederfrequent (um 10 Hz). In der PIV Messung zeigte sich, dass im turbulenten Wasser keine konstanten Bedingungen herrschten (Abb. 3.22). Die Displacement-, Geschwindigkeits- und auch die Beschleunigungsamplituden des Wassers änderten sich in der Zeit und im Raum in nicht vorhersagbarer Weise. Wie Chagnaud (2006) in PIV - Messungen zeigte, werden die von einer vibrierenden Kugel erzeugten Wasserbewegungen von einer Strömung gänzlich maskiert. Der Stimulus in vorliegender Arbeit wurde mit einer Geschwindigkeitsamplitude von circa  $0,08 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  präsentiert, d.h. die Amplitude war etwa um den Faktor 100 kleiner als die höchste gemessene Geschwindigkeitsamplitude der Wasserpartikelbewegungen in den Turbulenzen. Die Tatsache, dass der Oscar den Stimulus trotzdem noch detektieren konnte, könnte damit erklärt werden, dass niederfrequente Turbulenzen aufgrund der Filtereigenschaften des Seitenlinienkanals herausgefiltert wurden. Die Sensitivität der Kanalneuromasten von *Sarotherodon*, einem Cichliden, reicht von 80 bis circa 150 Hz (Kalmijn 1988, Münz 1989). Eingänge aus den Neuromasten des Kanalsystems hätten die Detektion des Dipolstimulus (100 Hz) weiterhin vermitteln können. Zudem sollten die Oberflächenneuromasten, die frei auf der Körperoberfläche des Fisches stehen, durch die Turbulenzen dauerhaft in nicht vorhersagbarer Weise gereizt worden sein. Die Verschlechterung der Oscars bei der Detektion des  $S^+$  deutet darauf hin, dass das Seitenliniensystem und hier vornehmlich die Oberflächenneuromasten einen Anteil an der Reizdetektion in Stillwasser hatten. Ob möglicherweise stärkere und höherfrequente Störungen im Wasser die Diskriminierung der Reize entscheidend gestört hätte konnte in der vorliegenden Arbeit nicht geklärt werden, da die Generierung von stärkeren Störungen mit den vorhandenen Mitteln nicht möglich war.

#### 4.4.3 Ausschaltexperimente

Auch in diesem Versuchsansatz sollten die Anteile der Seitenlinie an der Reizdetektion und Diskriminierung geklärt werden. Dazu wurden zwei Oscars mit Streptomycinsulfat behandelt. Extraluminal verabreichtes Streptomycinsulfat blockiert das gesamte Seitenliniensystem und lässt das Innenohr unbeschadet (Matsuura et al. 1971). Die Wirksamkeit von Streptomycin wurde mittels einer Vitalfärbung mit DASPEI verifiziert. Die Ergebnisse zeigen, dass die Seitenlinie ausgeschaltet wurde (Abb. 3.30). Die Antwortrate beider Oscars verschlechterte sich im Anschluss an die Behandlung sowohl in Stillwasser als auch in turbulentem Wasser und erreichte erst nach mehreren Tagen wieder das Ausgangsniveau (Abb. 3.29). Dies deutet darauf hin, dass Eingänge aus dem Seitenliniensystem zur Detektion der Reize notwendig waren.

Die leicht reduzierte Antwortrate der Oscars in turbulentem Wasser auf den  $S^+$  und die mutmaßliche Vermittlung der Reizdetektion unter diesen Wasserbedingungen durch die

Kanalneuromasten sollte durch Blockierung der Kanalneuromasten untersucht werden. Dazu wurden die Kanalneuromasten zweier Oscars mit Gentamycinsulfat ausgeschaltet. Die Wirksamkeit von Gentamycinsulfat zur Ausschaltung der Kanalneuromasten wurde von Song et al. (1995) an Oscars gezeigt. Die Ergebnisse dieses Versuches stellten sich unterschiedlich dar. Einer der behandelten Oscars zeigte sowohl in Still- als auch in turbulentem Wasser einen Einbruch in seiner Antwortrate. Er erreichte etwa sechs Tage nach Ende der Behandlung erneut Werte, die mit denen vor der Behandlung vergleichbar waren (Abb. 3.29). Die Antwortrate des zweiten Oscars sank mit dem Tage der ersten Behandlung stark ab und sank am darauf folgenden Tag weiter bis auf 0 %. Sein Verhalten änderte sich ebenfalls vom ersten Behandlungstag an stark. Er hielt sich meist bewegungslos in den Randbereichen des Beckens auf und reagierte auch im Anschluss an die Behandlung nicht mehr zuverlässig auf den Stimulus. Von der Pinzette gereichtes Futter nahm er an und blieb auch bei guter Gesundheit. Der Oscar schien den Reiz nicht mehr beantworten zu können und zeigte auch nach Beendigung der Gentamycinbehandlung keine Antwortraten mehr, die denen vor der Behandlung entsprachen. Die Behandlung mit Gentamycin beeinträchtigte die Detektionsleistung der Fische, wobei jedoch kein Unterschied zwischen Stillwasser und turbulentem Wasser ermittelt werden konnte.

Eine wichtige Feststellung bei den Ausschaltexperimenten war, dass alle behandelten Tiere während und nach den Ausschaltexperimenten ein gewöhnliches Verhalten zeigten und dargereichtes Futter annahmen. Dies galt als Indiz für die gesundheitliche Unversehrtheit der Tiere. So konnte davon ausgegangen werden, dass die Behandlungen selektiv das Seitenliniensystem der Versuchstiere betroffen haben und eine Beeinträchtigung der Verhaltensleistung nicht auf einen schlechten Gesundheitszustand der Versuchstiere zurückzuführen war.

#### **4.5 Die Rolle von Hörsystem und Seitenlinie bei der Detektion und Diskriminierung hydrodynamischer Reize**

Alle in vorliegender Arbeit verwendeten Versuchstiere waren in der Lage einen Dipolstimulus zu detektieren. Abhängig von der Versuchsanordnung schienen die Versuchstiere unterschiedliche Sinnesmodalitäten zur Lösung der Detektionsaufgabe verwendet zu haben. Diese Ergebnisse wurden durch verschiedene Ausschaltexperimente erlangt.

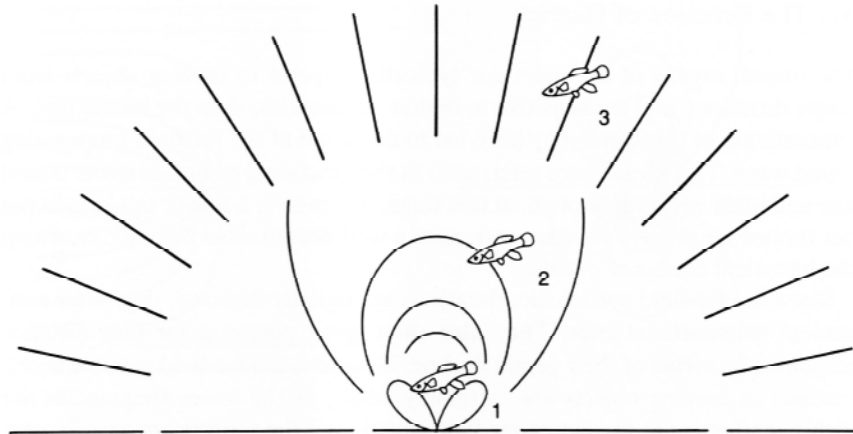
Fische besitzen verschiedene Sinnessysteme, die sie für die Detektion und die Diskriminierung von Objekten im Wasser nutzen können: die Druck- und Vibrationsrezeptoren des Innenohres (Popper und Clarke 1979; Coombs 1994), das visuelle System (Logothetis und Steinberg 1996), das somatosensorische System (Janssen 1996), das olfaktorische System (Hatt 1996), das Seitenliniensystem (Coombs und Janssen 1990) und, bei einigen Fischarten, das

elektrosensorisches System (Emde et al. 1998). In der vorliegenden Arbeit kann eine Mitwirkung des visuellen Systems ausgeschlossen werden weil die Experimente in Dunkelheit stattfanden. Die vibrierende Kugel bestand aus handelsüblichem Plastik und war mit dem Stab verschraubt. Die Möglichkeit einer olfaktorischen Reizung durch die vibrierende Kugel halte ich für vernachlässigbar klein. Das somatosensorische System reagiert auf Vibrationen aller Art. Ein Anteil diesen Systems an der Reizdetektion ist potentiell möglich. Sneddon (2003) gibt die Schwelle der somatosensorischen Sinneszellen, deren Aktivität sie am trigeminalen Ganglion am Kopf von Regenbogenforellen, *Oncorhynchus mykiss*, ableitete, mit 0,1 g an. Dieser Wert bezieht sich auf ein rezeptives Feld von im Mittel  $2,83 \pm 1,2$  mm. Da die in vorliegender Arbeit als Dipolstimulus verwendete Kugel in vertikaler Achse vibrierte, dürfte der daraus resultierende mechanische Druck auf die Haut des Oscars weitaus geringer gewesen sein, zumal die Kugel nie direkt auf den Fisch zu vibrierte und sie die Versuchstiere in keinem Fall berührte.

Es existieren nur wenige Publikationen, die sich mit der Multimodalität bei der Reizdetektion von Fischen beschäftigen. Janssen and Corcoran (1993) untersuchten die relativen Anteile von Seitenlinie und visuellem System bei der Detektion eines Wasserstrahls an Sonnenbarschen. Sie fanden keinen Hinweis dafür, dass ein System dem anderen überlegen war. Montgomery et al. (2002) wiesen auf einen Beitrag der hydrodynamischen Information in der multimodalen Lenkung von Beutefangverhalten hin. Forellen, denen eine hauptsächlich visuelle Orientierung zugesagt wird, wurden im Dunkeln und mit ausgeschalteter Seitenlinie, auf ihre Fähigkeit schwimmende Beute zu verfolgen untersucht. Die Forellen waren trotz fehlender Eingänge aus visuellem- und Seitenliniensystem in der Lage die Beute zu verfolgen und zu detektieren. New (2002) testete das Beutefangverhalten von Forellenbarschen, *Micropterus salmoides* und einer Hechtart, *Esox masquinongy*. Er postulierte eine Hierarchie der beim Beutefangverhalten involvierten Sinnessysteme, in der unterschiedlichen Modalitäten eine besondere Rolle in aufeinander folgenden Phasen des Beutefangs zukommt.

Bezüglich der Detektion eines Dipolreizes gibt es die größten Überschneidungen bei der Seitenlinie und dem Innenohr der Fische. Gemeinhin wird angenommen, dass die Seitenlinie in einem engeren Abstandsbereich als das Innenohr operiert, welches zusätzlich zur Wasserpartikelbewegung die Druckkomponente eines Reizes verwerten kann (Abb. 4.1). In der Nähe eines solchen Reizes nimmt die Reizamplitude mit der dritten Potenz (Wasserpartikelbewegungen) beziehungsweise mit der zweiten Potenz (Druckschwankungen) der Entfernung zur Reizquelle ab (Kalmijn 1988). Dies gilt für ideale Freilandkonditionen. In einem kleinen Labortank, wie er auch in vorliegender Studie verwendet wurde, befindet sich der Fisch nahe an reflektierenden Rändern (Parvulesco 1964). Diese Reflektionen könnten dazu führen, dass sich die von der vibrierenden Kugel ausgehende Reizwelle und eine reflektierte Welle getroffen haben. Durch eine Überlagerung der Wellen hätte es zu einer Verstärkung des Reizes kommen können, die dem Oscar zusätzliche Hinweise zur

Reizdetektion geliefert haben könnten. Ebenso wäre denkbar, dass sich die an den Rändern des Versuchsbeckens reflektierte Welle und die Reizwelle bei einem Zusammentreffen gegenseitig ausgelöscht haben. Dies könnte eine Erklärung dafür sein, dass der Oscar den Reiz nicht immer beantwortete.



**Abbildung 4.1:** Beteiligung von Seitenlinie und Innenohr an der Detektion eines hydrodynamischen Reizes (Dipolstimulus). **1** Nahe an der Reizquelle detektiert das Seitenliniensystem die räumliche Differenzen der Wasserpartikelbeschleunigungen entlang des Fischkörpers. **2** Weiter entfernt von der Reizquelle ist das Reizmuster hauptsächlich dipolar. Das Innenohr detektiert die Beschleunigung der Wasserpartikel in Bezug auf den gesamten Fischkörper. **3** In großen Distanzen von der Reizquelle dominiert der sich fortpflanzende Schalldruck, der vom Innenohr mit Hilfe der Schwimmblase detektiert wird. Während im Nahfeld einer Reizquelle Seitenlinie und Innenohr zur Reizdetektion eingesetzt werden können, wird der Schalldruck im Fernfeld einzig vom Innenohr rezipiert (nach Kalmijn 1989).

Sowohl das Innenohr als auch die Seitenlinie stellen dem Fisch Informationen über die Bewegung seines eigenen Körpers im ihn umgebenden Wassermedium zur Verfügung (Fay 1984). Beide können außerdem Informationen über die Richtung einer Reizquelle liefern (Braun et al. 2002). Der grundlegende Unterschied zwischen Seitenlinie und Innenohr besteht in der Anordnung ihrer Rezeptororgane und der daraus resultierenden Leistung. Die Seitenlinie sollte exakte Informationen über Zielbereiche in der Nähe des Fisches liefern, da sie durch die räumliche Anordnung von Neuromasten auf dem Kopf und dem Rumpf eines Fisches eine höhere räumliche Auflösung als das Innenohr liefert, dessen Sinneszellen weniger zahlreich sind und deren Lage auf die Schädelhöhle begrenzt ist (Braun und Coombs 2000). Enger et al. (1989) versuchten die unterschiedlichen Aufgaben von Innenohr und Seitenlinie aufzuklären. Sie studierten das Fressverhalten des räuberisch lebenden Fisches *Lepomis macrochirus* unter Infrarotbeleuchtung. Präsentierte man den Versuchstieren lebende Goldfische oder artifizielle Beute, so starteten Fische mit intakter Seitenlinie schnelle Angriffe, sobald sie in einer Entfernung von etwa zwei Zentimeter zu ihrem Ziel waren. Vor einem solchen Angriff näherten sich die Fische der Beute meist in ruhigen Bewegungen vom Rand des Beckens aus. Eine

Blockierung der Seitenlinie mit Kobaltionen resultierte darin, dass die Versuchstiere die dargebotene Beute nicht mehr attackierten, wobei eine zielgerichtete Annäherung an die Beute bestehen blieb. Die Autoren folgerten aus diesen Ergebnissen, dass eine zielgerichtete Annäherung an das Beutetier aus der Ferne durch das Innenohr vermittelt wird, während ein erfolgreicher finaler Angriff die Informationen aus der Seitenlinie benötigt. Diese Ergebnisse stützen die Annahme, dass der Fisch die Informationen, die ihm durch die auf der Körperoberfläche verteilten Neuromasten bereitgestellt werden, zur Abschätzung der exakten Position seines Zieles benötigt. Eines der erstaunlichsten neueren Erkenntnisse der Seitenlinienforschung ist die Fähigkeit der Fische zur Verfolgung hydrodynamischer Spuren. Schwimmende Fische hinterlassen Wirbelringe, die in ihrer Bewegungsrichtung alternieren und im Nachlauf Druckschwankungen erzeugen. Diese Spuren sind unter Stillwasserbedingungen noch Minuten nachdem der Fisch sich entfernt hat nachweisbar (Hanke et al. 2000). Eine von einem Fisch erzeugte Wirbelstraße enthält Informationen über die Größe, den Schwimmstil, die Schwimmgeschwindigkeit und die Schwimmrichtung des Wirbelstraßenerzeugers. Da Wirbelstraßen sich gesetzmäßig auflösen, liefern sie vermutlich auch Informationen über die Zeit, die seit ihrer Entstehung vergangen ist (Hanke und Bleckmann 2004). Räuberische Fische wie z.B. der Wels, können diese Spuren in Dunkelheit mit Hilfe ihrer Seitenlinie verfolgen und die aktuelle Position eines schwimmenden Beutetieres aufspüren (Pohlmann et al. 2004). Die Seitenlinie erscheint zur Lösung dieser Aufgabe besonders geeignet. Die Sensitivität der Seitenliniennuromasten deckt sowohl die Amplitude als auch das Frequenzspektrum der im Nachlauf kleiner Fische gefundenen hydrodynamischen Spuren ab (Bleckmann 1993, Bleckmann et al. 1991). Der wesentliche Vorteil des Seitenliniensystems in dieser Aufgabe gegenüber dem Innenohr liegt darin, dass die Oberflächen- und Kanalneuromasten des Seitenliniensystems räumlich über den Fischkörper angeordnet sind. Sie kommen sowohl auf dem Kopf des Fisches als auch auf dessen Rumpf vor und können so eine Analyse komplexer dreidimensionaler Wasserbewegungen gewährleisten, wie sie etwa im Nachlauf eines Fisches vorkommen. Während das räumliche Reizmuster, welches entlang der Kanalneuromasten verläuft, dem Fisch Informationen über die Reizrichtung und seine Distanz bietet, stellen die Oberflächenneuromasten gleichzeitig Informationen über die generelle Richtung einer gleichmäßigen Strömung bereit.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit liefern ebenfalls Erkenntnisse bezüglich des Anteils von Innenohr und Seitenlinie an der Detektion einer vibrierenden Kugel. Die Daten der atemphysiologischen Experimente lassen vermuten, dass die Versuchstiere den Dipolstimulus mit Hilfe des Innenohres detektiert haben. Gestützt wird diese Vermutung dadurch, dass ihre Detektionsleistung durch eine Ausschaltung des Seitenliniensystems nicht vermindert wurde. Da die Leistung des Innenohres durch Fließwasser nicht beeinträchtigt wird, bietet dies auch eine Erklärung für die gleich bleibende Leistung der Fische im Fließwasser, selbst mit ausgeschaltetem Kanalsystem. Die Konditionierungsaufgaben scheinen die Versuchstiere demgegenüber mit Hilfe der Seitenlinie gelöst zu haben. Um zu gewährleisten, dass die frei

schwimmenden Versuchstiere zumindest theoretisch in der Lage waren, Informationen aus der Seitenlinie zur Detektion des Reizes zu nutzen, wurden die Dipolreize so gewählt, dass sie im gesamten Becken einen für die Seitenlinie überschwelligen Reiz boten. Die Ausmaße der Versuchsbecken waren so gewählt, dass sich die Versuchstiere immer im Nahfeld der Reizquelle, also dem für die Seitenlinie relevanten Bereich, aufhielten. Ein Wegfall der gesamten Informationen aus der Seitenlinie durch die Behandlung mit Streptomycin resultierte hier in einem Zusammenbruch der Detektionsleistung. Die alleinige Blockierung des Kanalsystems resultierte ebenfalls in einer Abnahme der Leistung, dabei konnte jedoch kein Unterschied zwischen Stillwasser und turbulentem Wasser ermittelt werden. Dies könnte ein Hinweis auf eine Beteiligung des Innenohres an der Reizdetektion in turbulentem Wasser sein. Es erscheint möglich, dass ein Versuchstier zur Lösung einer ihm gestellten Aufgabe Informationen unterschiedlicher Sinnesmodalitäten benutzt. Fällt eine aus, kompensiert das Tier den fehlenden Eingang mit den verbleibenden Informationen aus einem anderen Sinnessystem.

Zusammenfassend sprechen die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit dafür, dass die Detektion ein und desselben Reizes in unterschiedlichen Verhaltensaufgaben scheinbar verschiedene Sinnesmodalitäten erforderte. Weiterführende Verhaltensexperimente zur Bestimmung der Anteile von Seitenlinie und Innenohr bei der Detektion von hydrodynamischen Reizen könnten in weitaus größeren Becken durchgeführt werden. So könnte man aus Distanzen reizen, die weit außerhalb der theoretischen Reichweite des Seitenliniensystems liegen. Diese Experimente könnten darüber hinaus Aussagen über die tatsächliche Reichweite der Seitenlinie erlauben. Zusätzlich müssten auch in diesen Experimenten Ausschaltexperimente Klarheit über die benutzte Sinnesmodalität schaffen.

## 5. ZUSAMMENFASSUNG

In vorliegender Arbeit wurde untersucht wie gut Fische hydrodynamische Reize (Dipolstimulus, 100 Hz) unter unterschiedlichen Hintergrundbedingungen detektieren und diskriminieren können. Bisherige Verhaltensuntersuchungen zu den sensorischen Fähigkeiten der Seitenlinie wurden ausschließlich unter Stillwasserbedingungen durchgeführt. Für die meisten Fische entspricht dies nicht den natürlichen Bedingungen, da sie ständig fremd- oder eigenerzeugten Wasserbewegungen ausgesetzt sind. Um zu verstehen, zu welchen sensorischen Leistungen das Seitenliniensystem unter naturnahen Bedingungen in der Lage ist, wurden Verhaltensuntersuchungen in stillem Wasser, in fließendem Wasser sowie in turbulent verwirbeltem Wasser durchgeführt. Als lokale Reizquelle diente eine stationäre, sinusförmig vibrierende Kugel (Dipol). Es wurden zwei unterschiedliche Verhaltensansätze genutzt. Im ersten Ansatz dienten reizinduzierte Änderungen in der Atemfrequenz als Kriterium für eine Detektion des Reizes. Im zweiten Ansatz wurden die Versuchstiere mittels Futterbelohnung auf einen Stimulus konditioniert.

Es konnte gezeigt werden, dass der Goldfisch, *Carassius auratus*, ein Vertreter der Cyprinidae, und der Oscar, *Astronotus ocellatus*, ein Vertreter der Cichlidae, Dipolreize unter Fließwasserbedingungen ( $v = 5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ) genau so gut detektieren kann wie unter Stillwasserbedingungen. Schwellenwerte die für die Oscars mit konditionierten Schwimmreaktionen ermittelt wurden, lagen mehrere Größenordnungen unter denen, die mit unkonditionierten Atemreaktionen ermittelt wurden.

Darüber hinaus zeigen die Ergebnisse erstmals, dass Oscars Dipolreize unterschiedlicher Frequenzen diskriminieren können und dass die Diskriminierungsleistung in turbulent verwirbeltem Wasser sich nicht von der in Stillwasser unterscheidet.

Experimente, in denen die Seitenlinie oder Teile der Seitenlinie temporär ausgeschaltet wurden, lassen vermuten, dass die Fische in verschiedenen Verhaltensexperimenten unterschiedliche Sinneseingänge (Seitenlinie bzw. Hörsystem) zur Detektion hydrodynamischer Reize benutzen.



## 6. LITERATURVERZEICHNIS

- ABBOUD JA AND COOMBS S (2000) Mechanosensory based orientation to elevated prey by a benthic fish. *Mar. fresh. Behav. Physiol.* 31, 261-279.
- ABDEL-LATIF H, HASSAN ES AND CAMPENHAUSEN C VON (1990) Sensory performance of blind mexican cave fish after destruction of the canal neuromasts. *Naturwissenschaften* 77, 237-239.
- ALLEN EA AND FERNALD RD (1985) Spectral sensitivity of the african cichlid fish, *Haplochromis burtoni*. *J. Comp. Physiol. A* 157, 247-253.
- ANDERSON E, MCGILLIS W AND GROSENBAUGH M (2001) The boundary layer of swimming fish. *J. Exp. Biol.* 204(1), 81-102.
- BAKER CF AND MONTGOMERY JC (1999) The sensory basis of rheotaxis in the blind mexican cavefish, *Astyanax fasciatus*. *J. Comp. Physiol. A* 184, 519-527.
- BASSET DK, CARTON AG AND MONTGOMERY JC (2006) Flowing water decreases hydrodynamic signal detection in a fish with an epidermal lateral line system. *Marine and Freshwater Research* 57, 611-617.
- BLECKMANN H (1980) Reaction time and stimulus frequency in prey localization in the surface-feeding fish *Aplocheilus lineatus*. *J. Comp. Physiol. A* 140, 163-172.
- BLECKMANN H (1982) Reaction time, threshold values and localization of prey in stationary and swimming surface feeding fish *Aplocheilus lineatus* (Cyprinodontidae). *Zool. Jb. Physiol.* 86, 71-81.
- BLECKMANN H (1994) Reception of hydrodynamic stimuli in aquatic and semiaquatic animals. In: *Progress in Zoology*. W Rathmayer (Ed.), Gustav Fischer, Stuttgart, Vol. 41, pp. 1-115.
- BLECKMANN H (1998) Special senses. In: *Biology of Elasmobranch Fishes*. WC Hamlet (Ed.) Johns Hopkins University press, Baltimore, pp. 300-328.
- BLECKMANN H (2004) 3-D-orientation with the octavolateralis system. *J. Physiol. Paris* 98, 53-65.
- BLECKMANN H AND TOPP G (1981) Surface wave sensitivity of the lateral line organs of the topminnow *Aplocheilus lineatus*. *Naturwissenschaften* 67, 624.

- BLECKMANN H, WALDNER I AND SCHWARTZ E (1981) Frequency discrimination of the surface feeding fish *Aplocheilichthys lineatus* - a prerequisite for prey localisation? *J. Comp. Physiol. A* 143, 485-490.
- BLECKMANN H, TITTEL G AND BLÜBAUM-GRONAU E (1989) The lateral line system of surface feeding fish: Anatomy, physiology and behaviour. In: *The Mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution*. S Coombs, P Görner and H Münz (Eds.). Springer Verlag, New York, pp. 501-526.
- BLECKMANN H, BORCHARDT M, HORN P AND GÖRNER P (1994) Stimulus discrimination and wave source localization in fishing spiders (*Dolomedes triton* and *Dolomedes okefinokensis*). *J. Comp. Physiol.* 174, 305-316.
- BRAUN CB AND COOMBS S (2000) The overlapping roles of the inner ear and lateral line: the active space of dipole source detection. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 355, 1115-1119.
- BRAUN CB, COOMBS S AND FAY RR (2002) What is the nature of multisensory interaction between octavolateralis sub-systems? *Brain Behav. Evol.* 59, 162-176.
- CHAPMAN CJ AND HAWKINS AD (1973) A field study of hearing in the cod, *Gadus morhua* L. *J. Comp. Physiol.* 85, 147-167.
- CHAPMAN CJ AND JOHNSTONE ADF (1974) Some auditory discrimination experiments on marine fish. *J. Exp. Biol.*, 521-528.
- CLAAS B, MÜNZ H. AND GÖRNER P (1993) Reaction to surface waves by *Xenopus laevis* Daudin. Are sensory systems other than the lateral line involved? *J. Comp. Physiol. A* 172, 759-765.
- COOMBS S (1994) Nearfield detection of dipole sources by the goldfish (*Carassius auratus*) and the mottled sculpin (*Cottus bairdi*). *J. Exp. Biol.* 190, 109-129.
- COOMBS S AND JANSSEN J (1989) Peripheral Processing by the lateral line system of the mottled sculpin (*Cottus bairdi*). In: *The mechanosensory lateral line: Neurobiology and Evolution*. S Coombs, P Göner and H Münz (Eds.). Springer Verlag, New York, pp. 299-319.
- COOMBS S AND JANSSEN J (1990) Behavioural and neurophysiological assessment of lateral line sensitivity in the mottled sculpin, *Cottus bairdi*. *J. Comp. Physiol. A* 167, 557-567.

- COOMBS S AND CONLEY RA (1997) Dipole source localisation by mottled sculpin I. Approach strategies. *J Comp. Physiol. A* 180, 387-400
- COOMBS S AND CONLEY RA (1997) Dipole source localisation by the mottled sculpin II. The role of lateral line excitation patterns. *J. Comp. Physiol. A* 180, 401-416
- COOMBS S AND CONLEY RA (1997) Dipole source localisation by the mottled sculpin III. Orientation after site-specific, unilateral denervation of the lateral line system. *J. Comp. Physiol. A* 183, 335-344.
- COOMBS S AND MONTGOMERY JC (1999) The enigmatic lateral line system. In: *Comparative hearing*. RR Fay and AN Popper (Eds.). Springer Verlag, New York, pp. 319-362.
- COOMBS S, JANSSEN J AND WEBB JF (1988) Diversity of lateral line systems: Evolutionary and functional considerations. In: *Sensory Biology of Aquatic Animals*. J Atema, RR Fay, AN Popper and WN Tavolga (Eds.). Springer Verlag, New York, pp. 553-593.
- COOMBS S, HASTINGS M AND FINNERAN J (1996) Modeling and measuring lateral line excitation patterns to changing dipole source localisations. *J. Comp. Physiol. A* 178, 359-371.
- COOMBS S, BRAUN CB AND DONOVAN B (2001) Orienting response of Lake Michigan mottled sculpin is mediated by canal neuromasts. *J. Exp. Biol.* 204, 337-348.
- DENTON EJ AND GRAY JAB (1982) The rigidity of fish and patterns of lateral line stimulation. *Nature* 297, 679-681.
- DENTON EJ AND GRAY JAB (1983) Mechanical factors in the excitation of clupeid lateral lines. *Proc. R. Soc. Lond. B* 218, 1-26.
- DENTON EJ AND GRAY JAB (1988) Mechanical factors in the excitation of the lateral lines in fishes. In: *Sensory biology of aquatic animals*, J Atema, RR Fay, AN Popper and WN Tavolga (Eds.). Springer Verlag, New York, pp. 595-617.
- DIJKGRAAF S (1963) The functioning and significance of the lateral line organs. *Biol. Rev.* 38, 51-105.
- DOOLING RJ (1982) Auditory perception in birds. In: *Acoustic communication in birds, Vol. 1*. DE Kroodsma, EH Miller and H Ouellet (Eds.), Academic Press, New York, pp. 95-130.

- ELEPFANDT A (1989) Water wave analysis with the lateral line system. In: *Neurobiology of sensory systems*. RN Sing & J Strausfeld (Eds.). Plenum Press, New York, pp. 507-519.
- ELEPFANDT A, SEILER B AND AICHER B (1985) Water wave frequency discrimination in the clawed frog, *Xenopus laevis*. *J. Comp. Physiol. A* 157, 255-261.
- EMDE G, VON DER AND BLECKMANN H (1998) Finding food: Senses involved in foraging for insect larvae in the electric fish *Gnathonemus petersii*. *J. Exp. Biol.* 201, 969-980.
- ENGELMANN J, HANKE W, MOGDANS J AND BLECKMANN H (2000) Hydrodynamic stimuli and the fish lateral line. *Nature* 408, 51-52.
- ENGER PS, KALMIJN AJ AND SAND O (1989) Behavioural identification of lateral line and inner ear function. In: *The mechanosensory lateral line: Neurobiology and Evolution*. S Coombs, P Göner and H Münz (Eds.). Springer Verlag, New York, pp. 421-444.
- FAUCHER A, AUBERT A AND LAGARDERE JP (2003) Spatial Distribution and Morphological Characteristics of the Trunk Lateral Line Neuromasts of the Sea Bass (*Dicentrarchus labrax*, L.; Teleostei, Serranidae). *Brain Behav. Evol.* 62, 223-232.
- FAY RR (1984) The goldfish ear codes the axis of acoustic particle motion in three dimensions. *Science* 225, 951-954.
- FAY RR (1988) *Hearing in Vertebrates: A Psychophysics Databook*. Winnetka, IL: Hill-Fay Associates.
- FAY RR (1995) Preception of spectrally and temporally complex sounds by the goldfish (*Carassius auratus*). *Hear. Res.* 89, 146-154.
- FAY RR AND POPPER AN (1975) Modes of stimulation of the teleost ear. *J. Exp. Biol.* 62, 379-387.
- FAY RR AND COOMBS S (1983) The temporal evolution of masking and frequency selectivity in the goldfish (*Carassius auratus*). *J. Acoust. Soc. Am.* 86, 925-933.
- FAY RR AND EDDS-WALTON PL (1997) Directional response properties of saccula afferents of the toadfish, *Opsanus tau*. *Hear. Res.* 111, 1-21.

- FAY RR AND POPPER AN (1999) The auditory periphery in fishes. In: RR Fay and AN Popper (Eds.). *Comparative Hearing: Fish and Amphibians*, Springer-Verlag, New York.
- FAY RR, EDDS-WALTON PL AND HIGHSTEIN SM (1994) Directional sensitivity of saccular afferents of the toadfish to linear acceleration at audio frequencies. *Biol. Bull.* 187, 258-259.
- FLOCK Å (1971) The lateral line organ mechanoreceptors. In: *Fish Physiology*. WS Hoar, DJ Randall (Eds.). Academic Press, New York, pp. 241-263.
- FRÜHBEIS B (1984) Verhaltensphysiologische Untersuchungen zur Frequenzunterscheidung und Empfindlichkeit durch das Seitenlinienorgan des blinden Höhlenfisches *Anoptichthys jordani*. Doktorarbeit, Universität Mainz.
- GAZZANIGA MS, JURY RB AND MANGER GR (1998) Attention and selective perception. In: MS Gazzaniga (Ed.) *Cognitive Neuroscience, the biology of the mind*. Norton Company, New York, pp. 207-246.
- GERSTMEIER R AND ROMIG T (2003) Die Süßwasserfische Europas. Kosmos, Stuttgart, 2. Auflage, pp. 75-95.
- GOFF GD (1967) Differential discrimination of frequency of cutaneous mechanical vibration. *J. Exp. Psychol.* 74, 294-299.
- GÖRNER P (1963) Untersuchungen zur Morphologie und Elektrophysiologie des Seitenlinienorgans vom Krallenfrosch (*Xenopus laevis* Daudin). *J. Comp. Physiol. A* 47, 316-338.
- HANKE W AND BLECKMANN H (2004) The hydrodynamic trails of *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae), *Colomesus psittacus* (Tetraodontidae) and *Thysochromis ansorgii* (Cichlidae) investigated with scanning particle image velocimetry. *J. Exp. Biol.* 207, 1585-1596.
- HANKE W, BRÜCKER C AND BLECKMANN H (2000) The ageing of the low-frequency water disturbances caused by swimming goldfish and its possible relevance to prey detection. *J. Exp. Biol.* 203, 1193-1200.
- HARRIS GG AND BERGEIJK, WA VAN (1962) Evidence that lateral line organ responds to near field displacements of sound sources in water. *J. Acoust. Soc. Am.* 34, 1831-1841.

- HASSAN ES (1989) Hydrodynamic imaging of the surroundings by the lateral line of the blind cave fish *Anoptichthys jordani*. In: *The mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution*. S Coombs, P Görner & H Münz (Eds.). Springer Verlag, New York, pp. 217-228.
- HASSAN ES, ABDEL-LATIF H AND BIEBRICHER R (1992) Studies on the effects of  $\text{Ca}^{++}$  and  $\text{Co}^{++}$  on the swimming behaviour of the blind mexican cave fish. *J. Comp. Physiol. A* 171, 413-419.
- HATT H (1996) Chemosensibilität, Geruch und Geschmack. In: *Neurowissenschaft. Vom Molekül zur Kognition*. J Dudel, R Menzel, RF Schmidt (Eds.). Springer-Verlag, Heidelberg, p. 298
- HAWKINS AD (1993) Underwater sound and fish behaviour. In: *Behaviour of teleost fishes*. TJ Pitcher (ed.), Chapman and Hall, London, New York, pp. 129-169.
- HEFFNER RS AND HEFFNER HE (1982) Hearing in the elephant (*Elephas maximus*): Absolute sensitivity, frequency discrimination and sound localization. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 96, 926-944.
- HOEKSTRA D AND JANSSEN J (1985) Non visual feeding behavior of the mottled sculpin, *Cottus bairdi*, in Lake Michigan. *Environ. Biol. Fishes* 12, 111-117.
- JANSSEN J (1996) Use of the lateral line and tactile senses in feeding in four Antarctic nototheniid fishes. *Env. Biol. Fish* 47, 51-64.
- JANSSEN J (2000) Toxicity of  $\text{Co}^{2+}$ : implications for lateral line studies. *J. Comp. Physiol. A* 186, 957-960.
- JANSSEN J AND CORCORAN J (1993) Lateral line stimuli can override vision to determine sun fish strike trajectory. *J. Exp. Biol.* 176, 299-305.
- JANSSEN J, COOMBS S, HOEKSTRA D, PLATT C (1987) Anatomy and differential growth of the lateral line system of the mottled sculpin, *Cottus bairdi* (Scorpaeniformes: Cottidae). *Brain Behav Evol.* 30(3-4), 210-29.
- KALMIJN AJ (1988) Hydrodynamic and acoustic field detection. In: *Sensory biology of aquatic animals*. J. Atema, R. R. Fay, A. N. Popper & W. N. Tavolga (Eds.), Springer-Verlag, New York, pp. 83-130.

- KALMIJN AJ (1989) Functional evolution of lateral line and inner ear sensory systems. In: *The mechanosensory lateral line: Neurobiology and Evolution*. S Coombs, P Görner & H Münz (Eds.). Springer-Verlag, New York, pp. 187-216.
- KANTER MJ AND COOMBS S (2003) Rheotaxis and prey detection in uniform currents by Lake Michigan mottled sculpin (*Cottus bairdi*). *J. Exp. Biol.* 206, 59-70.
- Karlsen HE und Sand O (1987) Selective and reversible blocking of the lateral line in freshwater fish. *J. Exp. Biol.* 133, 249-262.
- KROESE ABA, VAN DER ZALM JM AND VAN DEN BERCKEN J (1978) Frequency response of the lateral line organ of *Xenopus laevis*. *Pflügers Arch.* 375, 167-175.
- KROESE ABA AND SCHELLART NAM (1987) Evidence for velocity-and-acceleration-sensitive units in the trunk lateral line of the trout. *J. Physiol.* 394, 13.
- LANG HH (1980) Surface wave discrimination between prey and non prey by the backswimmer *Notonecta glauca* L. (Hemiptera, Heteroptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6, 233-246.
- LIAO JC, BEAL DN, LAUDER GV AND TRIANTAFYLLOU MS (2003) The Kármán gait: novel body kinematics of rainbow trout swimming in a vortex street. *J. Exp. Biol.* 206, 1059-1073.
- LOGOTHETIS NK AND SHEINBERG DL (1996) Visual object recognition. *Annu. Rev. Neurosci.* 19, 577-621.
- LU Z, POPPER AN AND FAY RR (1996) Behavioral detection of acoustic particle motion by a teleost fish (*Astronotus ocellatus*): sensitivity and directionality. *J. Comp. Physiol. A* 179, 227-233.
- MATSUURA S, IKEDA K AND FURUKAWA Z (1971) Effects of Streptomycin, Kanamycin, Quinine, and other drugs on the microphonic potentials of goldfish sacculus. *Jap. J. Physiol.* 21, 579-590.
- MCCARTHY ME AND WATERS WF (1997) Decreased attentional responsivity during sleep deprivation: orienting response latency, amplitude, and habituation. *Sleep.* 20(2), 115-23.
- MONTGOMERY J AND COOMBS S (1992) Physiological characterization of lateral line function in the Antarctic fish, *Trematomus bernacchii*. *Brain, Behav. Evol.* 40, 216.

- MONTGOMERY JC AND MILTON RC (1993) Use of the lateral line for feeding in the torrentfish (*Cheimarrichthys fosteri*). *New Zealand J. Zool.* 20, 121-125.
- MONTGOMERY JC AND COOMBS S (1998) Peripheral encoding of moving sources by the lateral line system of a sit-and-wait-predator. *J. Exp. Biol.* 201, 91-102.
- MONTGOMERY JC, COOMBS S AND HALSTEAD MBD (1995) Biology of the mechanosensory lateral line in fishes. *Rev. Fish Biol. Fisheries* 5, 399-416.
- MONTGOMERY JC, BAKER CD AND CARTON AG (1997) The lateral line can mediate rheotaxis in fish. *Nature (Lond.)* 389, 960-963.
- MÜNZ H (1985) Single unit activity in the peripheral lateral line system of the cichlid fish *Sarotherodon niloticus* L. *J. Comp. Physiol. A* 157, 555-568.
- Münz H (1989) Functional organization of the lateral line periphery. In: *The Mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution*. S Coombs, P Görner and H Münz (Eds.). Springer Verlag, New York, pp. 285-298.
- NELSON DR (1967) Cardiac responses to sound in the lemon shark, *Negaprion brevirostris*. In: *Sharks, skates and rays*. GW Gilbert, RF Mathewson and DP Rall (Eds.). John Hopkins University Press, Baltimore, pp. 533-544.
- NETTEN SM VAN AND KROESE ABA (1989) Dynamic behaviour and micromechanical properties of the cupula. In: *The Mechanosensory lateral line. Neurobiology and Evolution*. S Coombs, P Görner and H Münz (Eds.). Springer Verlag, New York, pp. 247-263.
- NEW JG (2002) Multimodal Integration in the feeding behaviours of predatory teleost fishes. *Brain Behav. Evol.* 59, 177-189.
- NORTHCUTT RG (1989) The phylogenetic distribution and innervation of caniate mechanoreceptive lateral lines. In: *The mechanoreceptive lateral line: Neurobiology and Evolution*. S Coombs, P Görner and H Münz (Eds.). Springer-Verlag, New York, pp. 17-78.
- PAGE LM AND BURR BM (1991) A field guide to freshwater fishes of North America north of Mexico. Houghton Mifflin Company, Boston, p. 432.
- PARVULESCO A (1964) Problems of propagation and processing. In: *Marine Bioacoustics*. WN Tavolga (Ed.). Pergamon Press, Oxford, UK, pp. 87-100.



- POHLMANN K, ATEMA J AND BREITHAUPT T (2004) The importance of the lateral line in nocturnal predation of piscivorous catfish. *J. Exp. Biol.* 207, 2971-2978.
- POPPER AN (1983) Organization of the inner ear and processing of acoustic information. In: *Fish Neurobiology. I Brain Stem and Sense Organs*. RG Northcutt and RE Davis (Eds.). U. Michigan Press, Ann Arbor, MI, pp. 125-178.
- POPPER AN AND FAY RR (1973) Sound detection and processing by teleost fishes: a critical review. *J. Acoust. Soc. Am.* 53, 1515-1529.
- POPPER AN AND CLARKE NL (1979) Non-simultaneous auditory masking in the goldfish, *Carassius auratus*. *J. Exp. Biol.* 83, 145-158.
- POPPER AN AND FAY RR (1999) The auditory periphery in fishes. In: *Comparative Hearing: Fish and Amphibians*. RR Fay and AN Popper (Eds.). Springer-Verlag, New York, pp. 43-100.
- PUZDROWSKI RL (1989) Peripheral distribution and central projections of the lateral line nerves in goldfish, *Carassius auratus*. *Brain Behav. Evol.* 34, 110-131.
- ROTHENBERG M, VERRILLO RT, ZAHORIAN SA, BRACHMAN ML, BOLANOWSKI SJ Jr (1977) Vibrotactile frequency for encoding a speech parameter. *J. Acoust. Soc. Am.* 62, 1003-1012.
- SAND O (1981) The lateral line and sound reception. In: *Hearing and sound communication in fishes*. WN Tavolga, AN Popper and RR Fay (Eds.). Springer Verlag, New York, pp. 459-480.
- SAND O (1975) Directional sensitivity of microphonic potentials from the perch ear. *J. Exp. Biol.* 60, 881-899.
- SCHMITZ A, BLECKMANN H AND MOGDANS J (2008) Organization of the superficial neuromast system in goldfish, *Carassius auratus*. *J. Morph.* 269, 751-761.
- SCHUIJF A AND BUWALDA RJA (1975) On the mechanism of directional of directional hearing in cod (*Gadus morhua* L.). *J. Comp. Physiol. A* 98, 333-343
- SCHUIJF A AND BUWALDA RJA (1981) Underwater localization: A major problem in fish acoustics. In: *Comparative studies of hearing in vertebrates*. AN Popper and RR Fay (Eds.). Springer-Verlag, New York, pp. 43-77.

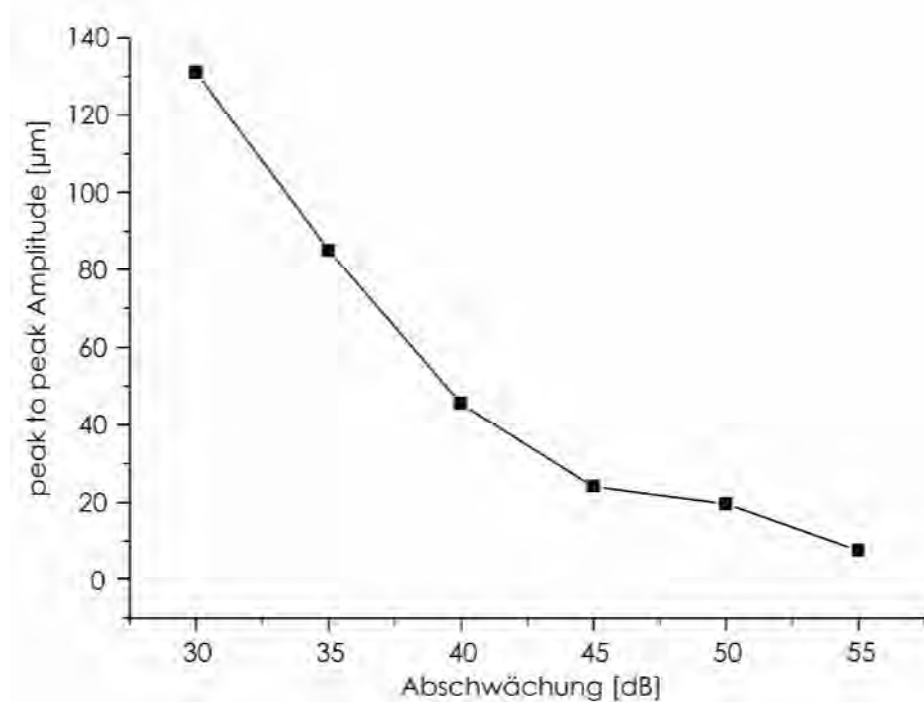
- SONG JK, YAN HY AND POPPER AN (1995) Damage and recovery of hair cells in fish canal (but not superficial) neuromasts after gentamicin exposure. *Hear. Res.* 91, 63-71.
- SNEDDON LU (2003) Trigeminal somatosensory innervation of the head of a teleost fish with particular reference to nociception. *Brain Research* 972, 44-52.
- STEBBINS WC (1983) The acoustic sense of animals. Harvard University Press, Cambridge Mass.
- TAVOLGA WN (1974) Signal/noise ratio and the critical band in fishes. *J. Acoust. Soc. Am.* 55, 1323-1333.
- TAVOLGA WN AND WODINSKY J (1963) Auditory capacities in fishes: Pure tone thresholds in nine species of marine teleosts. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 126, 177-240.
- TEYKE T (1985) Collision with and avoidance of obstacles by blind cave fish *Anoptichthys jordani* (Characidae). *J. Comp. Physiol. A* 157, 837-843.
- TOPP G (1983) Primary lateral line response to water surface waves in the topminnow *Aplocheilus lineatus* (Pisces, Cyprinodontidae). *Pflügers Archiv European Journal of Physiology* 397, 62-67.
- VOGEL D AND BLECKMANN H (1997) Surface wave discrimination in the topminnow *Aplocheilus lineatus*. *J. Comp. Physiol. A* 180, 671-681.
- VOGEL D AND BLECKMANN H (2001) Behavioral discrimination of water motions caused by moving objects. *J. Comp. Physiol. A* 186: 1107-1117
- VRIES HI DE (1950) The mechanics of the labyrinth otoliths. *Acta Oto-Laryngol.* 38, 262-273.
- WEISSBURG MJ (2000) The fluid dynamical context of chemosensory behaviour. *Biol. Bull.* 198, 188-202.
- WEISSERT R AND CAMPENHAUSEN C, VON (1981) Discrimination between stationary objects by the blind cavefish *Anoptichthys jordani*. *J. Comp. Physiol. A* 143, 375-382.
- WINEMILLER KO (1990) Caudal eyespots as deterrents against fin predation in the neotropical cichlid *Astronotus ocellatus*. *Copeia*, 665-673.

YAN HY AND POPPER AN (1992) Auditory sensitivity of the cichlid fish *Astronotus ocellatus* (Cuvier).  
*J. Comp. Physiol. A* 171, 105-109.

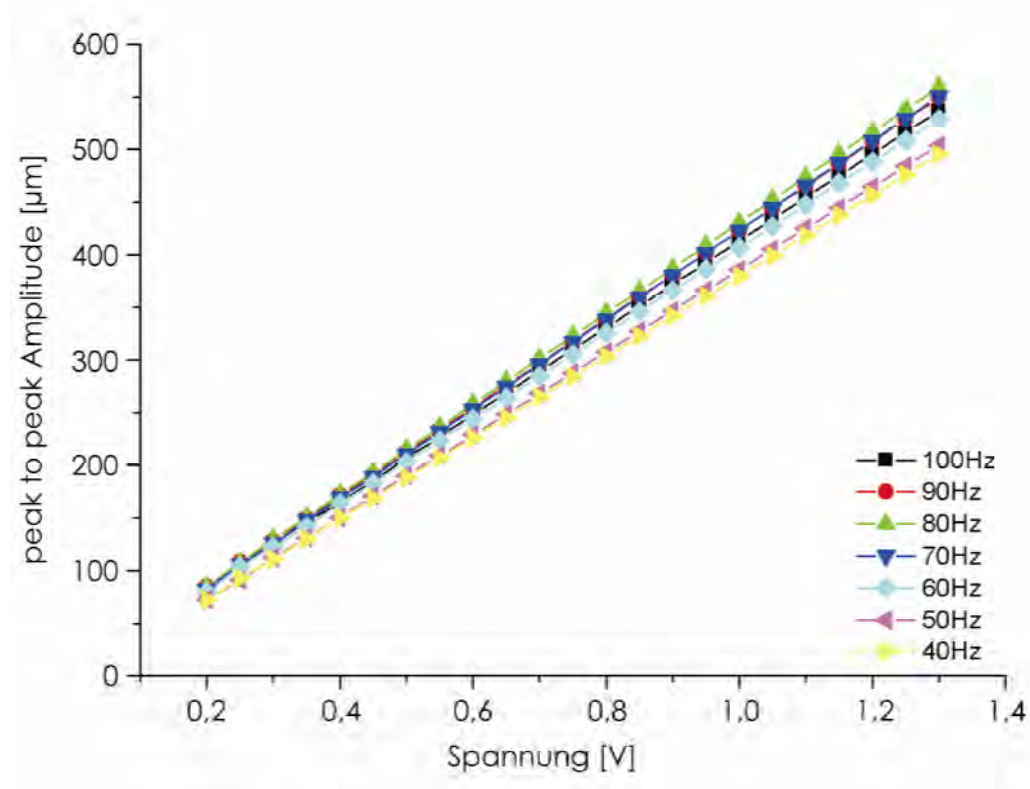
YOSHIDA M, OKAMURA I AND UEMATSU K (2004) Involvement of the cerebellum in classical fear  
conditioning in goldfish. *Behav. Brain. Res.* 153, 143-148.

## A. ANHANG

### A.1 Eichkurve des bei den atemphysiologischen Versuchen verwendeten Dipols



### A.2 Eichkurve des bei den Konditionierungsversuchen verwendeten Dipols



### A.3 Rezept für calciumfreies Wasser

Konzentrationen in mmol/l

KCL	0,025
KNO <sub>3</sub>	0,05
NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	0,05
NaCl	0,02
MgSO <sub>3</sub>	0,1

### A.4 Daten der logistischen Regression zur Detektionsschwelle

#### A.4.1 Data: **Oscar 1**

Model: Logistic

Equation:  $y = A2 + (A1-A2)/(1 + (x/x0)^p)$

Weighting:

y No weighting

Chi<sup>2</sup>/DoF = 86.00266

R<sup>2</sup> = 0.73472

A1 14.67892 ± 9.13879

A2 2978389.57635 ± 318925471676.35937

x0 239278.83122 ± 37951611093.68295

p 0.67522 ± 0.87549

#### A.4.2 Data: **Oscar 2**

Model: Logistic

Equation:  $y = A2 + (A1-A2)/(1 + (x/x0)^p)$

Weighting:

y No weighting

Chi<sup>2</sup>/DoF = 67.948

R<sup>2</sup> = 0.66048

A1 11.79563 ± 8.17905

A2 44.10825 ± 3.2693

x0 0.00495 ± 0.00138

p 3.64504 ± 2.97112

#### A.4.3 Data: **Oscar 3**

Model: Logistic

Equation:  $y = A2 + (A1-A2)/(1 + (x/x0)^p)$

Weighting:

y No weighting

Chi<sup>2</sup>/DoF = 125.56483

R<sup>2</sup> = 0.40211

A1 10.96937 ± 7.99679

A2 37.74832 ± 2.7292

x0 0.00586 ± 0.00095

p 14.23741 ± 79.68538

#### A.4.4 Data: **Oscar 4**

Model: Logistic

Equation:  $y = A2 + (A1-A2)/(1 + (x/x0)^p)$

Weighting:

y No weighting

Chi<sup>2</sup>/DoF = 110.69437  
R<sup>2</sup> = 0.82836

A1 12.12439 ± 6.8176  
A2 62.06776 ± 4.79638  
x0 0.00982 ± 0.00129  
p 5.3707 ± 3.33343

#### A.4.5 Data: **Oscar B**

Model: Logistic

Equation:  $y = A2 + (A1-A2)/(1 + (x/x0)^p)$

Weighting:

y No weighting

Chi<sup>2</sup>/DoF = 52.16673  
R<sup>2</sup> = 0.79027

A1 11.88978 ± 7.18601  
A2 50.59243 ± 7.15315  
x0 0.00372 ± 0.00203  
p 1.44522 ± 1.05521

#### A.4.6 Data: **Oscar C**

Model: Logistic

Equation:  $y = A2 + (A1-A2)/(1 + (x/x0)^p)$

Weighting:

y No weighting

Chi<sup>2</sup>/DoF = 63.16616  
R<sup>2</sup> = 0.78473

A1 17.95399 ± 5.59501  
A2 57.3555 ± 8.09448  
x0 0.011 ± 0.00268  
p 2.76729 ± 1.78796

### A.5 Daten der binär logistische Regressionen Stillwasser

#### A.5.1 Oscar 5, Stillwasser, alle Frequenzen: Logistic Regression

Variables in the Equation							
		B	S.E.	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Step 1	Frequenz			120,938	6	,000	
	60 Hz	-,182	,571	,102	1	,749	,833
	70 Hz	,629	,411	2,342	1	,126	1,875
	80 Hz	,727	,458	2,516	1	,113	2,069
	100 Hz	2,697	,337	63,889	1	,000	14,839
	120 Hz	2,061	,571	13,032	1	,000	7,857
	150 Hz	,744	,520	2,053	1	,152	2,105
	Constant	-1,609	,304	28,061	1	,000	,200

## A.5.2 Oscar 6, Stillwasser, alle Frequenzen: Logistic Regression

Variables in the Equation							
		B	S.E.	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Step 1	<b>Frequenz</b>			<b>164,681</b>	7	,000	
	<b>50 Hz</b>	-,596	,664	,806	1	<b>,369</b>	,551
	<b>60 Hz</b>	-,522	,502	1,080	1	<b>,299</b>	,593
	<b>70 Hz</b>	-,506	,419	1,460	1	<b>,227</b>	,603
	<b>80 Hz</b>	,749	,389	3,716	1	<b>,054</b>	2,115
	<b>100 Hz</b>	2,490	,280	78,923	1	<b>,000</b>	12,060
	<b>120 Hz</b>	2,603	,838	9,638	1	<b>,002</b>	13,500
	<b>150 Hz</b>	1,168	,653	3,196	1	<b>,074</b>	3,214
	<b>Constant</b>	-1,350	,245	30,390	1	<b>,000</b>	,259

## A.5.3 Oscar 7, Stillwasser, alle Frequenzen: Logistic Regression

Variables in the Equation							
		B	S.E.	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Step 1	<b>Frequenz</b>			<b>202,958</b>	7	,000	
	<b>60 Hz</b>	,123	,434	,080	1	<b>,778</b>	1,130
	<b>70 Hz</b>	,626	,352	3,152	1	<b>,076</b>	1,870
	<b>80 Hz</b>	1,941	,381	25,951	1	<b>,000</b>	6,966
	<b>90 Hz</b>	1,241	,776	2,556	1	<b>,110</b>	3,459
	<b>100 Hz</b>	3,320	,302	121,156	1	<b>,000</b>	27,671
	<b>130 Hz</b>	2,237	,521	18,473	1	<b>,000</b>	9,368
	<b>150 Hz</b>	1,426	,449	10,096	1	<b>,001</b>	4,163
	<b>Constant</b>	-1,752	,263	44,455	1	<b>,000</b>	,173

## A.5.4 Oscar 8, Stillwasser, alle Frequenzen: Logistic Regression

Variables in the Equation							
		B	S.E.	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Step 1	<b>Frequenz</b>			<b>295,095</b>	8	,000	
	<b>50 Hz</b>	-,037	,662	,003	1	<b>,956</b>	,964
	<b>60 Hz</b>	,709	,367	3,725	1	<b>,054</b>	2,032
	<b>70 Hz</b>	1,647	,325	25,720	1	<b>,000</b>	5,189
	<b>80 Hz</b>	2,218	,337	43,305	1	<b>,000</b>	9,188
	<b>90 Hz</b>	2,710	,614	19,487	1	<b>,000</b>	15,035
	<b>100 Hz</b>	3,902	,288	183,897	1	<b>,000</b>	49,512
	<b>130 Hz</b>	2,870	,479	35,869	1	<b>,000</b>	17,634
	<b>150 Hz</b>	2,593	,384	45,690	1	<b>,000</b>	13,365
	<b>Constant</b>	-2,123	,257	68,404	1	<b>,000</b>	,120

## A.5.5 Oscar 9, Stillwasser, alle Frequenzen: Logistic Regression

Variables in the Equation							
		B	S.E.	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Step 1	<b>Frequenz</b>			<b>127,887</b>	8	,000	
	<b>50 Hz</b>	-,714	1,087	,432	1	<b>,511</b>	,490
	<b>60 Hz</b>	-,744	,674	1,220	1	<b>,269</b>	,475
	<b>70 Hz</b>	,052	,473	,012	1	<b>,912</b>	1,054
	<b>80 Hz</b>	1,327	,415	10,226	1	<b>,001</b>	3,769
	<b>90 Hz</b>	2,531	,753	11,289	1	<b>,001</b>	12,564
	<b>100 Hz</b>	2,589	,332	60,831	1	<b>,000</b>	13,316
	<b>130 Hz</b>	,431	,642	,450	1	<b>,502</b>	1,538
	<b>150 Hz</b>	,819	,518	2,492	1	<b>,114</b>	2,267
	<b>Constant</b>	-1,684	,302	31,075	1	<b>,000</b>	,186



## A.5.6 Alle Oscars, Mittelwert, Stillwasser, alle Frequenzen: Logistic Regression

Variables in the Equation							
		B	S.E.	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Step 1	<b>VAR00001</b>			<b>906,044</b>	9	,000	
	<b>50 Hz</b>	-,246	,358	,471	1	<b>,492</b>	,782
	<b>60 Hz</b>	,036	,207	,031	1	<b>,860</b>	1,037
	<b>70 Hz</b>	,656	,166	15,533	1	<b>,000</b>	1,927
	<b>80 Hz</b>	1,503	,171	77,492	1	<b>,000</b>	4,496
	<b>90 Hz</b>	2,108	,380	30,825	1	<b>,000</b>	8,228
	<b>100 Hz</b>	3,066	,135	512,346	1	<b>,000</b>	21,464
	<b>120 Hz</b>	1,392	,359	15,032	1	<b>,000</b>	4,021
	<b>130 Hz</b>	2,447	,305	64,525	1	<b>,000</b>	11,556
	<b>150 Hz</b>	1,511	,205	54,507	1	<b>,000</b>	4,531
	<b>Constant</b>	-1,728	,121	205,393	1	<b>,000</b>	,178

## A.6 Daten der binär logistische Regressionen Fließwasser

## A.6.1 Oscar 5, Turbulentes Wasser, alle Frequenzen: Logistic Regression

Variables in the Equation							
		B	S.E.	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Step 1	<b>Frequenz</b>			<b>34,078</b>	2	,000	
	<b>100 Hz T</b>	2,006	,425	22,231	1	<b>,000</b>	7,433
	<b>70 Hz T</b>	,543	,488	1,239	1	<b>,266</b>	1,721
	<b>Constant</b>	-1,531	,390	15,428	1	<b>,000</b>	,216

## A.6.2 Oscar 6, Turbulentes Wasser, alle Frequenzen: Logistic Regression

Variables in the Equation							
		B	S.E.	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Step 1	<b>Frequenz</b>			<b>68,847</b>	2	,000	
	<b>100 Hz T</b>	2,516	,433	33,718	1	<b>,000</b>	12,374
	<b>70 Hz T</b>	-,094	,536	,030	1	<b>,862</b>	,911
	<b>Constant</b>	-1,986	,403	24,275	1	<b>,000</b>	,137

## A.6.3 Oscar 7, Turbulentes Wasser, alle Frequenzen: Logistic Regression

Variables in the Equation							
---------------------------	--	--	--	--	--	--	--

		B	S.E.	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Step 1	<b>Frequenz</b>			<b>64,046</b>	2	,000	
	<b>100 Hz T</b>	3,157	,547	33,327	1	,000	23,500
	<b>70 Hz T</b>	,951	,604	2,478	1	,115	2,589
	<b>Constant</b>	-2,464	,521	22,378	1	,000	,085

#### A.6.4 Oscar 8, Turbulentes Wasser, alle Frequenzen: Logistic Regression

Variables in the Equation							
		B	S.E.	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Step 1	<b>Frequenz</b>			<b>53,087</b>	2	,000	
	<b>100 Hz T</b>	2,332	,405	33,212	1	,000	10,300
	<b>70 Hz T</b>	,448	,438	1,048	1	,306	1,565
	<b>Constant</b>	-1,308	,356	13,475	1	,000	,270

#### A.6.5 Oscar 9, Turbulentes Wasser, alle Frequenzen: Logistic Regression

Variables in the Equation							
		B	S.E.	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Step 1	<b>Frequenz</b>			<b>46,935</b>	2	,000	
	<b>100 Hz T</b>	2,758	,554	24,820	1	,000	15,774
	<b>70 Hz T</b>	,916	,600	2,329	1	,127	2,500
	<b>Constant</b>	-2,251	,526	18,342	1	,000	,105

#### A.6.6 Alle Oscars, Mittelwert, Turbulentes Wasser, alle Frequenzen: Logistic Regression

Variables in the Equation							
		B	S.E.	Wald	df	Sig.	Exp(B)
Step 1	<b>VAR00001</b>			<b>269,451</b>	2	,000	
	<b>100 Hz T</b>	,523	,228	5,260	1	,022	1,686
	<b>70 Hz T</b>	2,485	,202	151,048	1	,000	12,001
	<b>Constant</b>	-1,851	,187	97,668	1	,000	,157

## **ERKLÄRUNG**

Hiermit erkläre ich an Eides statt, dass ich für meine Promotion keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe, und dass die inhaltlich und wörtlich aus anderen Werken entnommenen Stellen und Zitate als solche gekennzeichnet sind.

Ines Nauroth

Bonn, Mai 2008

*Mit dem Wissen wächst der Zweifel*

Goethe, Tagebücher